

UNIVERSIDAD DE SEVILLA  
FACULTAD DE BIOLOGÍA  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

*Factores Limitantes Antrópicos y Naturales de Poblaciones de  
Aves Carroñeras: El Caso del Alimoche (Neophron  
percnopterus) en el Valle del Ebro.*

Memoria presentada por **JUAN MANUEL GRANDE CHIAPPE** para optar  
al grado de doctor en Biología

**Directores:**

*Dr. José Antonio Donázar Sancho*  
Prof. de Investigación  
EBD-CSIC

*Dra. Martina Carrete*  
Investigadora  
EBD-CSIC

**Tutora:**

*Dra. Mari Cruz Díaz Antunes-Barradas*  
*Profesora Titular. Dpto. Ecología. Facultad de Biología. Universidad*  
*de Sevilla.*

SEVILLA 2006



## ÍNDICE

### **INTRODUCCIÓN GENERAL.....5**

#### **CAPÍTULO 1:** *Hábitat, presión humana, y comportamiento*

*social: Disociando los factores que afectan a la extinción de territorios en el alimoche*

<b>Introducción.....</b>	<b>19</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>25</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>41</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>51</b>

#### **CAPÍTULO 2:** *Desestructuración de los parámetros demográficos*

*de una población por la acción de factores antrópicos; la productividad y el veneno en la población de alimoche del Valle del Ebro*

<b>Introducción.....</b>	<b>69</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>76</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>90</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>97</b>

#### **CAPÍTULO 3:** *Supervivencia de un ave carroñera de larga vida:*

*características individuales, calidad del territorio y condicionantes ecológicos*

<b>Introducción.....</b>	<b>113</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>124</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>134</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>141</b>

**CAPÍTULO 4:** *Composición y resistencia a antibióticos de las bacterias de la microflora de la cloaca en el alimoche: papel de la intensificación de la ganadería*

<b>Introducción.....</b>	<b>155</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>160</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>166</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>177</b>

**Capítulo 5:** *Análisis de viabilidad de una población de alimoche en declive: impacto de factores limitantes y efectos de su manipulación de cara a conservación*

<b>Introducción.....</b>	<b>191</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>194</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>202</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>209</b>

<b>SÍNTESIS FINAL.....</b>	<b>219</b>
----------------------------	------------

<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>233</b>
--------------------------	------------

<b>BIBLIOGRAFÍA. ....</b>	<b>237</b>
---------------------------	------------



## **Introducción General**



## INTRODUCCIÓN GENERAL

La identificación de los factores que determinan el número de individuos que forman una población, sus fluctuaciones, y cómo se producen éstas a lo largo del tiempo, es uno de los ejes centrales de la ecología de poblaciones (Newton 1998). Estos factores pueden ser internos y venir determinados por las características intrínsecas de las especies o poblaciones (por ejemplo, el tipo de sistema de apareamiento, la productividad) o pueden ser extrínsecos a los individuos, como es el caso de la disponibilidad de alimento o la climatología (Begon y cols. 1999). Uno de los aspectos más debatidos a lo largo de todo el siglo XX, ha sido si las poblaciones están reguladas o, por el contrario, limitadas (ver por ejemplo Berryman y cols. 2002, White 2004). La primera visión surgió en el primer tercio del siglo de cara a intentar explicar la aparente estabilidad de algunas especies (Nicholson 1933). Básicamente, la regulación de poblaciones se basa en la existencia de procesos asociados a la densidad de individuos (densodependencia) que provocan una retroalimentación negativa en los parámetros demográficos, de forma que éstos se incrementan al disminuir la densidad de individuos y, por el contrario, se reducen en situaciones de saturación. Estas fluctuaciones se producen en torno a un punto (Turchin 1995) o dentro de unos límites (Strong 1986). Frente a esta visión, ya a mediados de siglo, Andrewartha y Birch (1954) propusieron la *teoría del ambiente* según la cual la bajada en los parámetros demográficos con los incrementos de densidad se debe a fenómenos de

limitación de recursos. Sí bien es cierto que el factor último que determina el número de individuos en una población es la disponibilidad de recursos (White 2004), el conocimiento de cómo ese factor limitante, a través de procesos reguladores próximos, determina dicho número es de gran importancia (Berryman 2004). En este sentido, algunos autores sugieren que una población está limitada cuando los factores implicados son independientes de la densidad y que está regulada cuando éstos actúan a través de fenómenos dependientes de la densidad (Berryman 2004). La importancia relativa de cada uno puede ser muy variable, en función de las características de las distintas poblaciones (factores intrínsecos) y de las del medio en el que viven (factores extrínsecos; Begon y cols. 1999).

Existen numerosos estudios que apoyan la existencia de procesos tanto reguladores como limitantes en las poblaciones de aves silvestres. Así, por ejemplo, en diversos trabajos se han detectado fenómenos de regulación debido a la heterogeneidad de los territorios (regulación dependiente del lugar o *site dependence*, Ferrer y Donázar 1996, Sergio y Newton 2003, Armstrong y cols. 2005, Kokko y cols. 2004, Carrete y cols. 2006a, 2006b), mientras que otros, además muestran una regulación por interferencia (Fernández y cols. 1996, Armstrong y cols. 2004, Carrete y cols. 2006b). En cambio, coincidiendo con la teoría de la limitación de poblaciones, algunos investigadores han encontrado respuestas numéricas y funcionales de los predadores frente a cambios en la abundancia y disponibilidad de sus especies presa (Fernández 1993, Nielsen 1999, Redpath y Thirgood 1999). También existen



evidencias de limitación de determinadas poblaciones por persecución humana (Carrete y cols. 2002, Whitfield y cols. 2004a, Real y cols. 2001, Blanco y Montoya 2004) o por predación (Potts 1986, Sergio y cols. 2003, Valkama y cols. 2005). Sin embargo, son escasos los trabajos que intentan separar los efectos relativos de ambos procesos en la dinámica demográfica de una población.

Los sistemas naturales del entorno del mar Mediterráneo han sido alterados por la acción del hombre desde hace milenios. Las actividades tradicionales de baja intensidad, tanto agrícolas como ganaderas, habían modelado de forma paulatina a lo largo de siglos un ambiente heterogéneo y variado, con una gran biodiversidad (Donázar y cols. 1997, Suárez y cols. 1997). Sin embargo, en el último siglo, y especialmente a partir de su segunda mitad, la velocidad en las transformaciones ha aumentado de forma exponencial (Tucker y Evans 1997, Benton y cols. 2002). Los progresos en el uso de maquinaria, el desarrollo de potentes pesticidas y herbicidas, la roturación de nuevas zonas de cultivo y la eliminación de márgenes y barbechos han provocado un cambio drástico en el paisaje (Krebs y cols. 1999, Brickle y cols. 2000, Donald y cols. 2001, Benton y cols. 2003, Scharleman y cols. 2004). Pero la intensificación no ha llegado sólo a la agricultura. La ganadería extensiva, modeladora también del paisaje y fuente de alimento para muchas especies, cada vez cede más terreno a una ganadería estabulada y proclive al uso de fármacos para potenciar el engorde de los animales (Donázar y cols. 1997, McEwen y Fedorka-Cray 2002). La reducción del ganado extensivo ha disminuido de forma

importante las extensiones de pastos naturales de montaña en muchas zonas (Donázar y cols. 1997, Pedrini y Sergio 2001), mientras que la intensificación ha llevado al sobrepastoreo en otras (Amar y Redpath 2005). Además, la proliferación constante de carreteras, tendidos eléctricos y otras infraestructuras de alto impacto ambiental han contribuido a la fragmentación de hábitats y poblaciones de animales (Andrén 1994).

Este conjunto de alteraciones ha cambiado, sin duda, la naturaleza de los factores limitantes y mecanismos reguladores de las poblaciones de animales así como su importancia relativa (Pedrini y Sergio 2001, Ferrer y Penteriani 2003, Balbontín y cols. 2005). Sin embargo, el impacto no ha sido igual para todas ellas. Las especies de gran tamaño, en general de larga vida y con madurez sexual retrasada, son especialmente sensibles a las alteraciones introducidas por el hombre (Gaston y Blackburn 1995, Cardillo y Bromham 2001).

Entre las especies que han sufrido un severo declive se encuentran muchas especies de aves rapaces (Newton 1979). Aunque para este grupo, el mayor impacto a sus poblaciones ha venido tradicionalmente ligado a la persecución humana (ver por ej. Newton 1979, Donázar 1993, Etheridge y cols. 1997, Villafuerte y cols. 1998, Real y cols. 2001, Whitfield y cols. 2003, Blanco y Montoya 2004, Valkama y cols. 2005) más que a las modernas transformaciones del hábitat (aunque éstas puedan ser, en algunos casos, también muy importantes; Jullien y Thiollay 1996, Kirk y Hyslop 1998, Lõmhus 2005).

La persecución humana puede transformarse en un agente modulador importante de la abundancia y distribución de una especie. En este sentido, la persecución en zonas determinadas podría generar sumideros de poblaciones (Etheridge y cols. 1997, Novaro y cols. 2005) e incluso trampas ecológicas (Delibes y cols. 2001). Las trampas ecológicas se producen cuando hay un desajuste entre la evaluación de la calidad de un hábitat que hacen los individuos y el efecto real que éste tiene sobre los parámetros demográficos. Los sumideros en cambio, son áreas en las que la mortalidad excede a la natalidad y, por lo tanto, deben su mantenimiento a la inmigración de individuos desde otras poblaciones (Delibes y cols. 2001, Battin 2004). En ambos casos, tanto los procesos reguladores como los limitantes naturales pueden ver alterado su papel en la dinámica poblacional (Naves y cols. 2003). Establecer entonces, la importancia relativa de cada uno puede tener un interés tanto teórico como aplicado.

En este marco, la presente tesis pretende ser una aportación al conocimiento de los mecanismos reguladores y los factores limitantes que actúan sobre las poblaciones de especies de larga vida, intentando separar el efecto de los factores de origen antrópico de aquellos ligados al comportamiento de los individuos y al efecto de la heterogeneidad del hábitat.

## **OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS**

El objetivo fundamental de la presente tesis es evaluar el efecto de los procesos reguladores y de los factores limitantes naturales sobre una especie de larga vida sometida a persecución humana. En otras palabras, se intentará establecer la importancia relativa de los mecanismos y factores naturales de los de origen meramente antropogénico. Para ello, se han planteado una serie de objetivos específicos que se describen a continuación y que conforman los capítulos de esta memoria.

- 1) *Detección del papel de la persecución humana en la distribución espacial de una especie de larga vida.*
- 2) *Efecto de condicionantes ecológicos y factores antrópicos sobre los parámetros demográficos de especies territoriales longevas.*
- 3) *Consecuencias de las actividades humanas sobre el estado de salud general de las poblaciones silvestres.*
- 4) *Tendencias poblacionales en especies de larga vida: efectos derivados de la persecución humana, los cambios en los condicionantes ecológicos y las mejoras derivadas del manejo.*

Para abordar esta problemática, se ha utilizado como modelo de estudio al alimoche (*Neophron percnopterus*), una especie longeva, monógama y territorial que muestra una madurez sexual diferida (no cría hasta los 6.5 años). Este carroñero generalista de alrededor de dos

kilos de peso, que se alimenta predominantemente de presas de pequeño y mediano tamaño (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1993, Donázar 1993), tiene en África (Sahel de Mauritania y zonas aledañas de Mali y Senegal; Benítez y cols. 2004) sus cuarteles de invernada de donde acude a Europa durante la primavera y el verano para reproducirse.

En las últimas décadas esta especie ha disminuido de forma importante en gran parte de su área de distribución (Donázar 1994, Tella y cols. 2000a, del Moral y Martí 2002, Donázar 2004, Grande y cols. 2004). Sí bien no se ha identificado y cuantificado la contribución relativa de los factores que potencialmente han determinado este declive, se sabe que la persecución indirecta asociada al uso de veneno ha causado la muerte de un alto número de individuos, tanto reproductores como no reproductores (Perea y cols. 1989, del Moral y Martí 2002, Grande y cols. 2004). En España, donde se encuentra la mayor población reproductora y no reproductora de esta especie, esta práctica ilegal se ha intensificado desde finales de los años 80, tras la irrupción de la enfermedad hemorrágica del conejo (EHC; que afecta al conejo común europeo -*Oryctolagus cuniculus*; Villafuerte y cols. 1998). Sin embargo, hay evidencias de que el declive del alimoche ya había comenzado para entonces (Perea y cols. 1989), por lo que cabe suponer que debe haber otros factores que pueden afectar de manera negativa a la especie. La intensificación agraria, homogeneizadora del paisaje y causante de la pérdida de biodiversidad (Benton y cols. 2003), ha podido reducir las poblaciones de pequeños mamíferos y aves (Krebs y

cols. 1999, Brickle y cols. 2000, Donald y cols. 2001, Angulo 2003), importantes en la dieta de esta especie. A su vez, en el transcurso de las dos últimas décadas, las progresivas restricciones sanitarias al abandono de cadáveres de ganado en el campo han conducido al cierre de muchos muladares, puntos donde los ganaderos de los pueblos han vertido tradicionalmente los restos de los animales domésticos que se les morían (Tella 1993). Ambos factores, directamente relacionados con la disponibilidad de recursos tróficos pudieron haber tenido un efecto negativo sobre los parámetros demográficos de la especie. Por último, siendo un migrador transahariano, es posible que al igual que le ocurre a otras especies que invernán en la misma zona, los factores limitantes que están actuando sobre esta especie se hallen en sus áreas de invernada africanas (Szép 1995, Schaub y cols. 2005).

De cara a identificar cuáles de los factores arriba mencionados han determinado el declive de la especie, en el capítulo 1 se analizará la contribución a la extinción de territorios de las características del hábitat (evaluado como relieve, usos del suelo, disponibilidad de alimento y estructura del paisaje), la presión humana y el comportamiento social de la especie. Este análisis se realizará a dos escalas espaciales. Por un lado, se evaluarán los factores que afectan a la población ibérica en su conjunto (gran escala). Por otro lado, se considerarán las causas que afectan al declive de poblaciones concretas, centrando el estudio en una de las que ha sufrido un descenso más marcado (Valle del Ebro). Este último análisis comprende

la evaluación de cambios temporales así como posibles factores asociados a la formación de sumideros.

La desaparición de una pieza clave en un ecosistema, como ha ocurrido con el conejo en los ecosistemas mediterráneos tras la irrupción de la EHC, debería provocar respuestas funcionales y tal vez numéricas en la comunidad de predadores de dicho sistema (Solomon 1949). La gran importancia del conejo en la dieta del alimoche en el Valle del Ebro hace a esta población una candidata idónea para testar la existencia de este tipo de respuestas. Sobre esta base, en el capítulo 2 se examinará la existencia de una respuesta funcional y numérica en esta especie tras la irrupción de la EHC. Por otra parte, es esperable que la persecución humana desatada tras la práctica desaparición de las poblaciones de conejo (Villafuerte y cols. 1998) haya desvinculado la productividad en las poblaciones de aves rapaces de los factores naturales que la regularían en ausencia de persecución. En este capítulo, se utilizará la información disponible sobre este parámetro demográfico en la población de alimoche del Valle del Ebro para testar esta hipótesis.

Como ya se ha mencionado el declive del alimoche se ha vinculado sobre todo al uso ilegal de veneno para el control de predadores. Sin embargo, se ha sugerido que antes de la intensificación del uso de veneno, las poblaciones de esta especie ya habían comenzado a disminuir (Perea y cols. 1989, Donázar 1993), por lo que se ha propuesto la actuación de otros factores como cambios en las condiciones que los individuos podrían experimentar en África y en

particular los derivados del efecto de la sequía que está afectando al Sahel en las últimas décadas. Así en el tercer capítulo se analizará la variación en supervivencia en esta especie en función de las condiciones ecológicas anuales en la zona de cría y la zona de invernada, así como de la persecución indirecta asociada al uso de venenos. Además se aprovechará la información individual de que se dispone para analizar posibles efectos individuales y del territorio de nacimiento o de cría en la supervivencia de los individuos.

Tradicionalmente una de las herramientas de gestión más utilizadas para la conservación de las aves carroñeras ha sido la implementación de muladares para garantizarles la disponibilidad de alimento (Donazar y cols. 1997). Sin embargo, la progresiva intensificación ganadera hace que cada vez más, los restos dispuestos en estos muladares proceda de ganado estabulado lo que podría traer problemas asociados. El ganado estabulado en forma intensiva suele ser tratado con un elevado número de fármacos tanto para profilaxis como para promover el crecimiento de los animales (McEwen y Fedorka-Cray 2002). El uso masivo de estos fármacos puede tener efectos no deseados entre los que destaca la intoxicación directa de los animales (Green y cols. 2004) y la aparición de cepas bacterianas resistentes (Mateu y Martín 2001, O'Brien 2002) que podrían ser altamente patogénicas. Si bien en la actualidad no hay evidencias de una intoxicación masiva de aves carroñeras debido a la ingestión de fármacos, si que se han detectado cepas resistentes en el ganado. Así, en el capítulo 4 se analizarán los resultados de muestras cloacales de



cuatro poblaciones distintas de alimoche con distinto grado de intensificación ganadera (Valle del Ebro, Canarias, Segovia y Cádiz) de cara a detectar en qué grado están expuestas a la ingestión masiva de fármacos y por tanto a la adquisición de estas cepas resistentes.

En el último capítulo (5) se analizará la viabilidad poblacional del alimoche en la población para la cual se dispone de una mejor estimación de sus parámetros demográficos (Valle del Ebro). Se evaluará su tendencia poblacional tanto en las condiciones actuales como frente a distintas modificaciones en sus parámetros demográficos básicos (supervivencia y productividad). A su vez se analizará el efecto de rebrotes en la persecución similares a los sufridos por la especie en la década de los 90 así como cual podría ser el impacto de los cambios en las condiciones de la zona de invernada bajo distintos escenarios de cambio climático.



## CAPÍTULO 1



**Hábitat, presión humana, y comportamiento social: Disociando los factores que afectan a la extinción de territorios en el alimoche**



## **HÁBITAT, PRESIÓN HUMANA, Y COMPORTAMIENTO SOCIAL: DISOCIANDO LOS FACTORES QUE AFECTAN A LA EXTINCIÓN DE TERRITORIOS EN EL ALIMOCHE**

### **INTRODUCCIÓN**

En la actualidad, la transformación de hábitat es considerada como una de las principales causas extrínsecas de pérdida de biodiversidad en el mundo (Diamond 1989). Sin embargo, muchos paisajes transformados por el hombre reúnen condiciones favorables para su uso por especies tolerantes a las alteraciones antrópicas (Bird y cols. 1996, Sergio y Boigiani 2000). Esto indica que un plan de conservación efectivo para una determinada especie debe ser precedido por un buen entendimiento de la plasticidad que ésta puede presentar a las alteraciones de hábitat. Sin embargo, la destrucción de hábitat no es el único riesgo al que se enfrentan las especies de aves. De hecho, en un reciente estudio, tras incorporar información referente a la ecología y las causas de extinción de 95 familias de aves, Owens y Bennett (2000) demostraron que para las aves longevas y de gran tamaño, son la persecución humana y los predadores introducidos los principales factores de extinción.

Aunque la presión humana puede tomar muchas formas y afectar a todas las categorías de edad de una especie, la persecución directa o indirecta (por ejemplo, trampeo, disparo, o envenenamiento) de los adultos reproductores es el principal factor negativo responsable del declive de muchas especies de gran tamaño con baja tasa reproductiva

y madurez sexual retrasada, como es el caso de muchas rapaces (Newton 1979, 1998). La persecución, tanto directa como indirecta, puede provocar extinciones locales y la desaparición de determinadas especies de áreas adecuadas que en otras condiciones estarían ocupadas (Newton 1979, 1998, Villafuerte y cols. 1998, Carrete y cols. 2002, Whitfield y cols. 2003).

A pesar de su relación con la dinámica de poblaciones (Sutherland 1996) y la conservación (Blumstein y Fernández-Jurícic 2004), el comportamiento de las especies prácticamente no ha sido tenido en cuenta a la hora de modelar las relaciones entre las especies y su hábitat (Reed 1999). Ejemplos de comportamientos que pueden llegar a ser relevantes para la extinción o el declive poblacional de una especie son aquellos que pueden llevar a una tasa de crecimiento poblacional negativo (Courtchamp y cols. 1999) o aquéllos que limitan el patrón de búsqueda de los individuos dispersantes (Greene y Stamps 2001). Dentro de este último grupo, el uso de la presencia de coespecíficos durante el proceso de selección de hábitat es una estrategia ampliamente extendida que puede provocar la agregación de individuos en zonas ocupadas tradicionalmente o más densas a expensas de zonas marginales de distribución (Reed 1999, Serrano y Tella 2003). Por el contrario, las interacciones antagónicas entre vecinos pueden limitar el establecimiento de territorios, ya que una alta densidad intraespecífica puede incrementar la competencia por los recursos (Newton 1998). En consecuencia, interacciones positivas o negativas entre individuos, ligadas a determinados aspectos del

comportamiento de una especie, pueden generar un aparente divorcio entre la existencia de hábitats adecuados y su ocupación, afectando por tanto a las relaciones especie-hábitat.

Los factores que determinan la persistencia o la extinción de una especie pueden variar en el tiempo y en el espacio. Esto último es particularmente claro en especies con amplias zonas de distribución, donde los factores que inciden sobre una parte de dicho rango no tienen por qué afectar a otras áreas (Etheridge y cols. 1997, Martínez y cols. 2003, Naves y cols. 2003, Kauffman y cols. 2004, Blanco y Montoya 2004). Esta situación podría generar una dinámica metapoblacional vinculada a la heterogeneidad espacial de los factores limitantes. Así, habría zonas de mejor calidad que permitirían a los individuos de una especie sobrevivir y criar con éxito, generando por lo tanto un exceso de individuos (fuente) mientras que, por otro, habría zonas de peor calidad donde la productividad, la supervivencia o ambas, serían bajas y que podrían generar un déficit de individuos (sumidero; Pulliam 1988, Hanski 1999). Por definición, estos sumideros sólo pueden mantenerse a través de la inmigración de individuos (Pulliam 1988). Sin embargo, es esperable que si una especie se comporta de forma adaptativa, estos sumideros únicamente se vean ocupados cuando las zonas de buena calidad están saturadas (Rosenzweig 1981). A pesar de esto, existe la posibilidad de que en determinadas zonas de buena calidad actúen factores puntuales que provoquen una elevada mortalidad o fracaso reproductor con lo que se generaría un sumidero en un hábitat de buena calidad y por lo tanto atractivo para otros individuos de la

especie (Delibes y cols. 2001). Estos hábitats son conocidos habitualmente como trampas ecológicas (Battin 2004) y son especialmente peligrosos para la persistencia de las especies. Si bien es necesario identificar la presencia y el impacto de sumideros y trampas ecológicas, es igualmente importante, si no más, detectar cuáles son los factores que determinan su aparición (Delibes y cols. 2001, Battin 2004).

Separar e identificar los múltiples factores que determinan la extinción de una especie, así como predecir sus efectos, es actualmente uno de los mayores desafíos para la biología de la conservación, por lo que es urgente el desarrollo de técnicas estadísticas robustas (Green y cols. 2005). Las regresiones logísticas y los modelos lineales generalizados (conocidos normalmente por sus siglas en inglés GLM) son comúnmente utilizados para analizar la presencia/ausencia de especies en relación con el ambiente o con variables de hábitat (Rushton y cols. 2004). Sin embargo, la colinearidad entre variables explicativas y la autocorrelación espacial, dos problemas -tanto desde el punto de vista metodológico como biológico- raramente tenidos en cuenta, pueden dificultar la detección de factores clave subyacentes a los procesos estudiados (Legendre 1993, Mac Nally 2000, 2002). Recientemente, se han propuesto dos aproximaciones para resolver los problemas de colinearidad a la vez que cuantificar la fracción de varianza asociada a patrones espaciales.

La partición de la varianza es un método cuantitativo mediante el cual la variabilidad existente en una variable dependiente puede ser

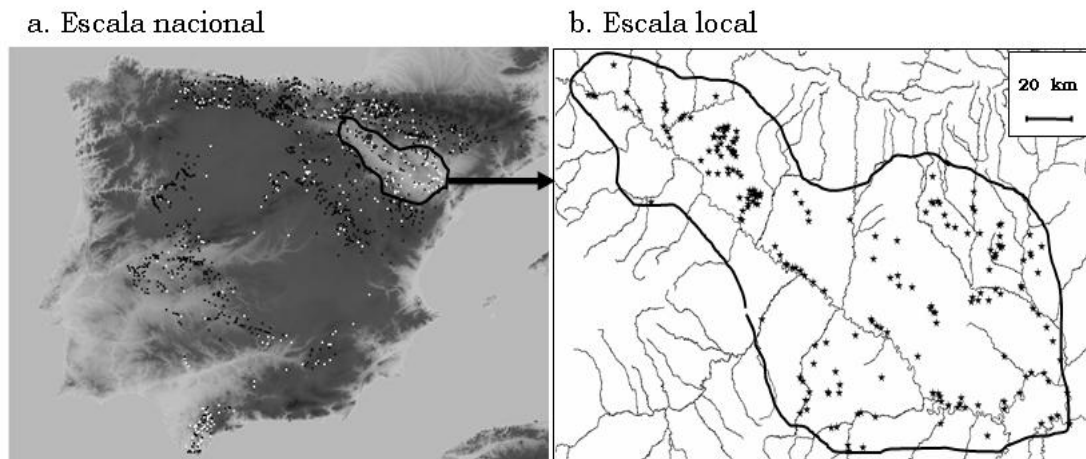


descompuesta en componentes independientes que reflejen la importancia relativa de distintos grupos de variables explicativas, así como sus efectos conjuntos (Borcard y cols. 1992, Cushman y McGarigal 2002, Vandvik y Birks 2002). De forma complementaria, la partición jerárquica proporciona una estima de la capacidad explicativa (individual y conjunta) de cada una de las variables predictivas de forma separada, considerando todos los modelos posibles a través de regresiones multivariantes (Chevan y Sutherland 1991, MacNally 2000). Aunque estas metodologías han sido extensamente utilizadas para determinar la importancia relativa del ambiente y el espacio en la distribución de animales y plantas (Borcard y Legendre 1994, Maestre y cols. 2003, Deckers y cols. 2004, Titeux y cols. 2004), prácticamente no han sido aplicadas en biología de la conservación (Corney y cols. 2004, Gibson y cols. 2004).

El alimoche (*Neophron percnopterus*) es una especie longeva que ha disminuido de forma continua a lo largo del siglo XX en gran parte de su área de distribución (Europa y África). En la España peninsular, donde se halla la mayor parte de la población europea (aproximadamente el 80 %; Donázar 2004), el 25% de los territorios conocidos se han extinguido en la última década (del Moral y Martí 2002; Figura 1a), lo que ha provocado que sea catalogada como "En peligro" tanto en España (Donázar 2004) como en Europa (BirdLife International 2004). Sin embargo, este declive no ha sido homogéneo, ya que en algunas zonas (por ejemplo, Valle del Ebro) el declive ha alcanzado al 70 % de los territorios (Tella y cols. 2000a, Grande y cols.

2004). Aunque se han propuesto varias hipótesis para explicar este declive (por ejemplo, uso ilegal de veneno para el control de predadores, cambios en los usos del suelo, o modificación de las prácticas tradicionales de ganadería; revisado en Donázar 1993, 2004), los análisis cuantitativos son escasos y restringidos a áreas pequeñas, muy particulares, o en base a información poco detallada de dichas poblaciones (Liberatori y Penteriani 2001, Donázar y cols. 2002, Sarà y Di Vittorio 2003). Por lo tanto, es necesario realizar un análisis minucioso, a distintas escalas, teniendo en cuenta la autocorrelación espacial y las características del comportamiento social de esta especie (ver más abajo), para determinar cuáles son las causas reales de extinción de sus territorios. Este análisis permitiría obtener recomendaciones de gestión en base a un conocimiento científico riguroso de la especie, de cara a la elaboración de programas de conservación adecuados.

El objetivo de este capítulo es establecer la importancia relativa de las características del hábitat, la presión humana y el comportamiento social en la extinción reciente de territorios de la mayor población europea de alimoche, analizando cómo varían estos factores en el espacio y en el tiempo. Para ello, se ha emprendido un análisis a distintas escalas espaciales (territorio/área de campeo y áreas geográficas local/regional) y temporales, de cara a intentar detectar no sólo patrones generales sino también los factores que pueden haber generado sumideros poblacionales.



**Figura 1.** a) Distribución de los territorios ocupados (puntos negros) y extintos (puntos blancos) de alimoche en la España peninsular en el año 2000. b) Distribución de los territorios de alimoche del Valle del Ebro que han sido ocupados al menos una vez entre 1979 y 2005.

## MÉTODOS

### *Especie objeto de estudio*

El alimoche es un buitre de mediano tamaño (envergadura 155-170cm), que cría en cortados y cantiles. Es un migrador transahariano que defiende territorios estables durante la temporada de cría (Donázar 1993). La mayoría de los territorios tienen un solo nido (raramente 2-3 situados en el mismo cortado o en cortados cercanos) que se ocupa año tras año durante décadas. El seguimiento a largo plazo de individuos marcados (Grande y cols. 2004, datos propios)

muestra que los territorios son ocupados cada año a principios de marzo por sus anteriores dueños o, si alguno de ellos ha muerto, por un nuevo individuo. La dispersión reproductiva de adultos parece ser extremadamente baja (de 203 intentos de cría registrados de individuos marcados tan solo en un 7 % se detectó un cambio de territorio por un adulto; datos propios). Por ello, en general, un territorio queda vacío (o a largo plazo se extingue) no por dispersión de los adultos, sino porque algún factor externo ha afectado a sus dueños o ha afectado al territorio reduciendo o eliminando su atractivo para nuevos reclutamientos.

A pesar de ser territorial, pueden hallarse grupos de alimoches de hasta varias decenas de individuos tanto en áreas de alimentación como en dormitorios comunales. En ellos, dominan en número los individuos no reproductores que también migran a Europa durante la temporada de cría. Estos dormitorios se sitúan cerca de fuentes predecibles de alimento tales como basureros o muladares (puntos tradicionalmente utilizados para el vertido de cadáveres de animales domésticos) y pueden congregarse hasta doscientos individuos entre inmaduros y adultos (Donázar y cols. 1996).

La dieta de este buitre se basa en la explotación de pequeñas carroñas que halla en el campo, si bien aprovecha de forma oportunista la presencia de grandes cadáveres y muladares (Cramp y Simmons 1980, Donázar 1993). Estos últimos parecen desempeñar un papel fundamental en el mantenimiento de ciertas parejas, así como de los dormitorios comunales (Donázar y cols. 1996, Tella y cols. 2000a).

*Bases de datos*

Para el análisis a gran escala hemos utilizado los resultados del segundo censo nacional de alimoche organizado por SEO/BirdLife en colaboración con la Estación Biológica de Doñana (CSIC) y realizado por más de 600 voluntarios experimentados durante el año 2000 (del Moral y Martí 2002). En el censo, todos los territorios conocidos de la especie que han estado ocupados alguna vez desde finales de los 80 han sido visitados al menos tres veces durante la temporada de cría (Marzo-Julio; Perea y cols. 1990, del Moral y Martí 2002). En este análisis, únicamente se han incluido los territorios localizados en la España peninsular debido a que 1) las poblaciones de alimoche de las Islas Canarias y de las Islas Baleares están totalmente aisladas de las peninsulares y están sometidas a condicionantes locales que podrían confundir los resultados de este trabajo (Donázar y cols. 2002) y 2) no fue posible disponer de información adecuada similar a la utilizada para extender este análisis a los territorios de Portugal.

Para el análisis regional, el trabajo de campo se realizó en el tramo aragonés, navarro y riojano del valle del Ebro (Figura 1b), que abarca una superficie aproximada de 19.000 km<sup>2</sup>. Este área está limitada al norte por las faldas de la Sierra de Guara en Huesca, y las estribaciones de las Sierras de Luna, Luesia, San Pedro y Peña en Zaragoza y Navarra. Al este y noreste es limitado por los cursos del río Cinca y el bajo curso del Ebro y Matarraña. El Sistema Ibérico forma el límite sur de la región mientras que el extremo noroeste lo conforma la

comarca de la Ribera de Navarra, limitada al norte por las Sierras de la Zona Media (ver Campión 2004).

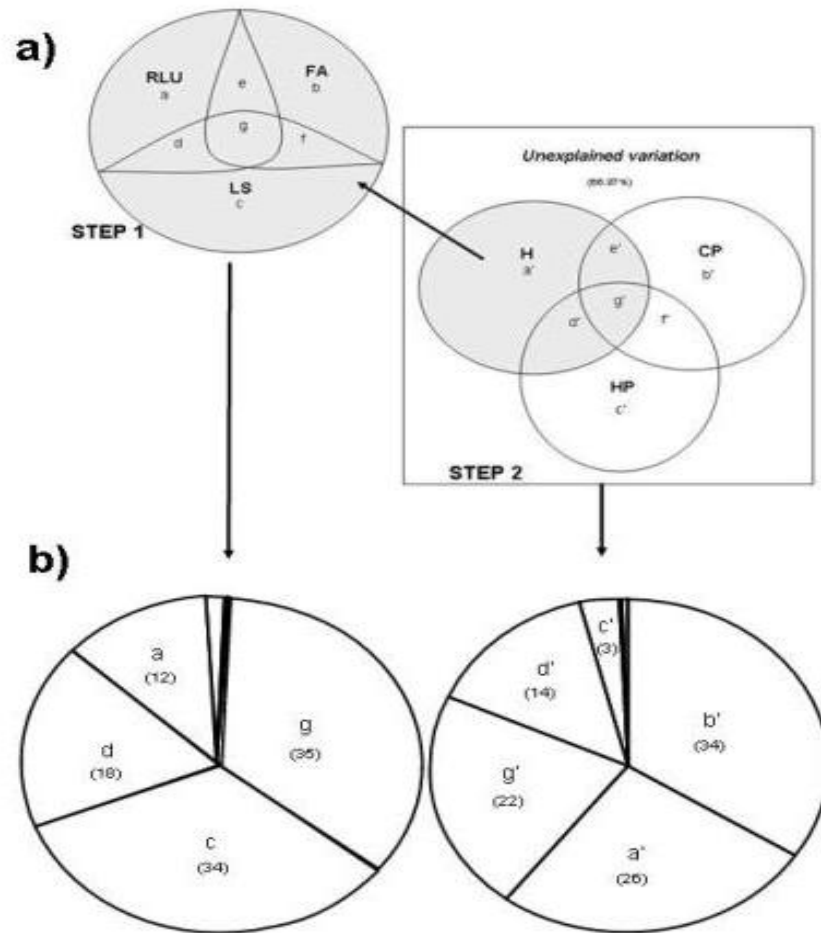
La información de la población del Valle del Ebro procede del seguimiento a largo plazo de sus territorios (1979-2005). Cada año se ha realizado un mínimo de dos visitas a todos los territorios conocidos con el fin de detectar la ocupación del territorio por adultos reproductores, verificar la puesta, registrar la productividad (nº de pollos volantones) y proceder, en su caso, al anillamiento de los pollos.

Para ambos casos (escala local y nacional), un territorio fue considerado como ocupado si en alguna de las visitas se observó algún adulto efectuando algún comportamiento reproductivo o algún nido arreglado, y extinto (o vacío) en caso contrario. Aunque el término extinción normalmente se restringe a poblaciones o subpoblaciones, algunos autores han mostrado que es posible establecer una correspondencia entre la extinción local y la muerte de los individuos que ocupan un territorio, así como entre la colonización y dispersión y el establecimiento de individuos en territorios desocupados (Lande 1987, Carrete y cols. 2005). Esto es válido sólo para aquellos casos en los que la viabilidad poblacional de una especie depende más de su dinámica dentro que entre fragmentos distintos (Lande 1987).

#### *Modelo conceptual de partición de la deviance*

Se han considerado tres grupos principales de variables explicativas para modelar la extinción de territorios: hábitat, presencia

de coespecíficos y presión humana. Sin embargo, como el término hábitat es bastante amplio, se ha dividido este grupo en tres subgrupos: relieve y usos del suelo, disponibilidad de recursos tróficos, y estructura del paisaje. Este análisis en dos pasos, además de su interés conceptual, es útil ya que los procedimientos analíticos para la partición de la *deviance* se vuelven muy complejos cuando se usan más de tres grupos de variables. La representación gráfica de la descomposición se puede ver en la Figura 2. El primer paso (paso 1) separa, dentro del grupo de hábitat, el efecto puro de (a) relieve-usos del suelo, (b) disponibilidad de recursos tróficos, y (c) estructura del paisaje, así como la variación combinada debido a los efectos conjuntos de (d) relieve-usos del suelo y estructura del paisaje, (e) relieve-usos del suelo y disponibilidad de recursos tróficos, (f) disponibilidad de recursos tróficos y estructura del paisaje, y (g) relieve-usos del suelo, disponibilidad de recursos tróficos y estructura del paisaje. A continuación, el paso 2 incluye las siguientes fracciones: (a') efecto puro de las variables de hábitat (es decir, relieve-usos del suelo, disponibilidad de recursos tróficos y estructura del paisaje), (b') efecto puro de la presencia de coespecíficos, (c') efecto puro de la presión humana; y variación combinada debida a los efectos conjuntos de (d') hábitat y presión humana, (e') hábitat y presencia de coespecíficos, (f') presencia de coespecíficos y presión humana, y (g') hábitat, presencia de coespecíficos, y presión humana.



**Figura 2.** a) Partición de la *deviance* en dos pasos para la probabilidad de extinción de territorios de alimoche. En el primer paso, la *deviance* es explicada por las variables de relieve-usos del suelo (RLU), disponibilidad de comida (FA), y estructura del paisaje (LS). En un segundo paso, la *deviance* es explicada por las variables de hábitat (H: relieve-usos del suelo, disponibilidad de comida, y estructura del paisaje), presencia de coespecíficos (CP), y presión humana (HP).  
b) Porcentaje de la *deviance* explicado (entre paréntesis) por cada componente de la partición.



*Variables explicativas**Hábitat.*

Fijamos áreas circulares con un radio de 1 y 8 km alrededor de cada territorio (centrados en el nido y, en aquellos territorios con más de un nido, en el punto central del polígono delimitado por todos los nidos conocidos) para medir las variables de hábitat a dos escalas espaciales (para el análisis del Valle del Ebro únicamente se utilizaron los datos de las variables medidas en un radio de 8 km, ver resultados). Estos radios coinciden, respectivamente, con el área de uso intensivo (o territorio) y el área de búsqueda de alimento o de campeo de alimoches territoriales del sur de España (Donázar y cols. 2003). Las variables de hábitat fueron agrupadas en tres categorías: a) relieve-usos del suelo, b) estructura del paisaje, y c) disponibilidad de comida (Tabla 1).

Las variables de relieve se obtuvieron de un modelo de elevación digital del terreno con resolución espacial de 100 m. Las proporciones de los distintos tipos de usos del suelo, así como las variables descriptoras de la estructura del paisaje, se obtuvieron del CORINE Land Cover database (CEC 1991), un mapa general de cobertura de Europa que ha demostrado ser apropiado para construir modelos generales de distribución de aves (Seoane y cols. 2003). Al momento de efectuar el análisis correspondiente a la población del Valle del Ebro se había publicado ya una actualización del mapa de usos del suelo CORINE correspondiente al año 1999 (CEC 1999), por lo que en este análisis, los valores de las variables para el análisis de extinción

correspondiente al año 1988 se obtuvieron del CORINE de 1991 y los valores para el análisis correspondiente al año 2005 se obtuvieron del CORINE de 1999. Además, para el análisis correspondiente al año 2005 se han incluido como variables explicativas la diferencia del valor de las variables de hábitat entre las dos bases de datos.

Diversos estudios sobre la dieta del alimoche han mostrado que esta especie se alimenta tanto de restos de ganado como de pequeñas presas silvestres, siendo la contribución relativa de cada una en la dieta dependiente de su disponibilidad (ver revisión en Donázar 1993). Por lo tanto, para el análisis nacional y el análisis del Valle del Ebro correspondiente al año 2005, se ha estimado la disponibilidad de comida como densidad de ganado (vaca, cabra, cerdo y oveja) dentro del área de campeo durante el año 2000 (Instituto Nacional de Estadísticas) así como mediante la distancia mínima del territorio al muladar más cercano. Además, se ha incluido un estimador de la productividad primaria de los sistemas (PPI; Negro y cols. 2002, Seoane y cols. 2003) que puede ser considerado como un evaluador indirecto de la disponibilidad de presas salvajes (Todd y cols. 2002, Schaub y cols. 2005). El PPI es la primera componente principal obtenida de un compuesto del valor mensual máximo de las imágenes de NDVI (Rouse y cols. 1973) del sensor AVHRR de los satélites del NOAA (resolución espacial de 1 km<sup>2</sup>) entre 1986 y 2000 (ver para detalles Lillesand y Kiefer 1994).

Por último, hasta la irrupción de la EHC en el año 1989, el conejo silvestre europeo (*Oryctolagus cuniculus*) era la principal presa del

alimoche en gran parte del valle del Ebro (Tella 1991, Donázar y Ceballos 1988a). Por lo tanto, se ha evaluado la disponibilidad de conejo en los territorios (0: baja, 1: alta) antes y después de la irrupción de esta enfermedad para los análisis de extinción a escala del Valle del Ebro. Además, para el segundo periodo se ha analizado también el posible efecto en la extinción del cambio en esta disponibilidad. Para obtener los datos previos a la irrupción de la EHC, se utilizó un modelo predictivo que estima la densidad de conejo en los municipios en función de la cantidad de hábitat óptimo para esta especie (km de ecotonos). La determinación de estas zonas se obtuvo a partir de muestreos de densidades de excrementos en 280 estaciones de muestreo repartidas en 16 grupos por la provincia de Zaragoza (Calvete y Estrada 2002). Para determinar los valores posteriores a la entrada de la EHC, se han utilizado conteos de excrementos de conejo de las provincias de Huesca, Zaragoza y Teruel (197 áreas de muestreo; Calvete y cols. 2004) e índices kilométricos de abundancia (IKA) obtenidos por la guardería de las Bardenas Reales y la Ribera Navarra (A. Urmeneta com. per.). Aunque estas dos técnicas de muestreo son distintas, sus resultados están muy correlacionados (Calvete com. pers.). Debido a que la valoración de la disponibilidad de conejo en los dos periodos se ha hecho sobre la base de métodos distintos, de cara a obtener valores comparables se han estandarizado los valores en ambos periodos en función de los valores para el municipio de Pina de Ebro, ya que de acuerdo a científicos que han trabajado con el conejo en la zona, las densidades actuales en dicho municipio son comparables a las

existentes en el periodo previo a la EHC (Carlos Calvete com. pers.). De esta manera, se le ha asignado a cada territorio un valor para antes y otro para después de la irrupción de la enfermedad en función de si sus valores estaban por encima o por debajo de la media total. Estos valores fueron consultados con naturalistas y biólogos de la zona para ver si eran coherentes con sus apreciaciones personales.

*Presencia de coespecíficos.*

Consideramos tanto la competencia intraespecífica como la atracción de coespecíficos incluyendo la distancia linear al territorio ocupado más cercano ( $nnd_i$ ) así como un índice de aislamiento ( $S_i$ ) que describe la posición relativa de un territorio en relación con la distribución espacial de los otros (Carrete y cols. 2006a). Este índice, calculado con una versión modificada de la fórmula clásica de metapoblaciones, se define como  $S_i = \sum \exp(-d_{ij})$  (con  $i \neq j$ ), donde  $d_{ij}$  es la distancia linear entre los territorios  $i$  y  $j$ . Por tanto, mientras  $nnd_i$  podría reflejar interacciones directas entre vecinos,  $S_i$  describe el ambiente social en el que se encuentra emplazado un territorio (Carrete y cols. 2006a).

Debido a que los dormitorios comunales podrían ayudar a la formación de parejas entre individuos no reproductores y a la colonización de territorios en sus cercanías (Blanco y Tella 1999), también se calculó la distancia linear de cada territorio al dormitorio comunal más cercano como una variable de comportamiento social que podría afectar a la persistencia de los territorios de cría. La localización

de algunos dormideros comunales era conocida de trabajos previos y otros han sido localizados a lo largo del trabajo de la presente tesis (Donázar y cols. 1996, Grande y cols. 2004).

#### *Presión humana.*

Las rapaces son a menudo muy sensibles a las actividades humanas alrededor de sus áreas de cría (Newton 1979). Como medida de presencia y actividad humana se ha utilizado la densidad de habitantes tanto en el territorio como en la zona de campeo, así como la distancia del nido al núcleo urbano más cercano.

Obtener datos de calidad sobre la incidencia real del uso de veneno es extremadamente difícil ya que es una actividad ilegal (Blanco y Montoya 2004, Whitfield y cols. 2003). Por lo tanto, a pesar de conocer sus limitaciones, se han utilizado los eventos de envenenamiento registrados en España por el programa Antídoto, una campaña nacional coordinada por WWF-ADENA (World Wild Life-Asociación para la Defensa de la Naturaleza) para centralizar toda la información referente a este tipo de casos. Como medida de presión del veneno, se ha obtenido el número total de episodios de envenenamiento (cualquier registro de animales muertos debido a veneno confirmados por análisis toxicológicos) registrados en los municipios incluidos dentro del territorio o el área de campeo de los territorios de alimoche entre 1990 y el año 2000. Se han incluido todos los eventos registrados que incluyeron tanto alimoches como otras rapaces, córvidos, carnívoros o cebos envenenados ( $n = 6150$ ). Aunque este tipo de datos

**Tabla 1.** Variables utilizadas para describir la ocupación o extinción de territorios de alimoche. El hábitat y algunas variables de presión humana fueron medidos a escala de territorio y a escala de área de campeo de la especie (de 1 y 8 km de radio alrededor del nido). \*Medido solo para el análisis del Valle del Ebro, \*\* en el análisis del Valle del Ebro incorporada como n° animales envenenados corrigiendo por el área del municipio.

<b>HÁBITAT</b>	
<b>a. Relieve y Usos del suelo</b>	
<b>COR*</b>	Altura del cortado de cría (bajo:<2-3 m, medio:3-30 m, alto:>30 m)
<b>SLO</b>	Pendiente media (en grados)
<b>IRR</b>	Índice de irregularidad, medido como la desviación estandar de la pendiente dentro del territorio y el área de campeo (en grados)
<b>EAG</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por agricultura extensiva (cereales, almendros, olivos, ...)
<b>IAG</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por agricultura intensiva (hortalizas, naranjos, maíz...)
<b>AGR</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por agricultura (intensiva y extensiva)
<b>FOR</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por bosque (principalmente <i>Pinus</i> sp)
<b>OPE</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por zonas abiertas (arbustos, pastos, ...)
<b>MIX</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por bosques mixtos.
<b>NAT</b>	Proporción del territorio y del área de campeo cubierta por vegetación natural (zonas forestadas y abiertas)
<b>b. Estructura del paisaje</b>	
<b>NPA</b>	Número de parches de hábitat en el territorio y el área de campeo
<b>RIC</b>	Número de usos del suelo diferentes en el territorio y el área de campeo
<b>EDG</b>	Longitud total de márgenes de todas las parcelas del territorio y el área de campeo (en km)
<b>DIV</b>	Diversidad de hábitats en el territorio y el área de campeo medido usando el índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $-\sum p_i \log p_i$ )
<b>c. Disponibilidad de comida</b>	
<b>PPI</b>	Productividad primaria en el territorio y el área de campeo
<b>RAB*</b>	Abundancia de conejos (alta/baja)
<b>COW</b>	Número de cabezas de ganado vacuno en el territorio y el área de campeo
<b>GOA</b>	Número de cabezas de ganado caprino en el territorio y el área de campeo
<b>SHE</b>	Número de cabezas de ganado ovino en el territorio y el área de campeo
<b>PIG</b>	Número de cabezas de ganado porcino en el territorio y el área de campeo
<b>CAT</b>	Número de cabezas de ganado (vacuno+caprino+ovino+porcino) en el territorio y el área de campeo
<b>DMU</b>	Distancia al muladar mas cercano (en km)
<b>PRESENCIA DE COESPECÍFICOS</b>	
<b>DOT</b>	Distancia al territorio ocupado de alimoche mas cercano (en km)
<b>SOT</b>	Aislamiento del territorio con respecto al resto de los territorios ocupados de la especie
<b>DRS</b>	Distancia al dormidero comunal más cercano (en km)
<b>HUMAN PRESSURE</b>	
<b>DP</b>	Distancia al nucleo urbano ocupado mas cercano (en km)
<b>DI</b>	Número de habitantes en el territorio y en el área de campeo
<b>URB</b>	Proporción de superficie urbana en el territorio y el área de campeo
<b>POI**</b>	Número de episodios de envenenamiento en el territorio y en el área de campeo

puede estar sesgado por zonas dependiendo de la actitud social local ante este problema, es prácticamente la única medida que podemos usar para intentar cuantificar el impacto del veneno a escala nacional.

Para el análisis del caso de la población del Valle del Ebro, esta información fue completada con información recabada por el Centro de Recuperación de Fauna de la Alfranca dependiente de la Diputación General de Aragón (DGA), así como datos recopilados por agentes forestales de Navarra y La Rioja, y datos propios. La variable utilizada fue el número de animales envenenados corregido por la superficie del municipio.

### *Análisis estadístico*

#### *Partición en dos pasos y partición jerárquica de la deviance.*

Basándose en el principio de que la *deviance* explicada por un modelo es una medida de la variabilidad existente en la base de datos explicada por el conjunto de variables incluidas en él, se han realizado una serie de modelos (ver *Modelado*) para aislar todos los componentes necesarios para el proceso de partición (Tabla 2).

Primero, se han obtenido los modelos de relieve-usos del suelo (RLU), disponibilidad de recursos tróficos (FA), estructura del paisaje (LS), presencia de coespecíficos (CP), y presión humana (HP). El modelo de hábitat (H) se obtuvo combinando todas las variables seleccionadas en los modelos de relieve-usos del suelo, disponibilidad de recursos tróficos y estructura del paisaje. A continuación, se realizaron seis

modelos considerando los efectos conjuntos de los grupos de variables tomados de dos en dos: relieve-usos del suelo y disponibilidad de recursos tróficos (RLU+FA), relieve-usos del suelo y estructura del paisaje (RLU+LS), disponibilidad de recursos tróficos y estructura del paisaje (FA+LS), hábitat y presencia de coespecíficos (H+CP), hábitat y presión humana (H+HP), y presencia de coespecíficos y presión humana (CP+HP). Finalmente, se hizo una regresión de la variable dependiente (extinción) con el conjunto de todas las variables seleccionadas previamente para obtener dos modelos generales que contuvieran el total de la *deviance* explicada durante cada paso (Paso 1: RLU+FA+LS, y Paso 2: H+CP+HP). El resto de componentes se calculó utilizando ecuaciones simples como se refleja en la Tabla 2. La *deviance* explicada por cada uno de estos modelos fue calculada como el porcentaje del total de *deviance* explicada por sus modelos generales respectivos (Paso 1:  $D_{RLU+FA+LS}$  y Paso 2:  $D_{H+CP+HP}$ ).

Usando el programa R 2.0.1 (R Development Core Team 2004), se realizó el análisis de partición jerárquica para obtener prioridades de conservación. Debido a que este proceso calcula el incremento en el ajuste de todos los modelos posibles comparando una variable particular con el modelo equivalente excluyendo esa variable (MacNally 2002), permite la identificación de aquellas variables con una correlación independiente (no parcial) importante con la variable dependiente frente a aquellas cuyo efecto independiente es pequeño.



**Tabla 2.** Partición de la *deviance* para la probabilidad de extinción de los territorios de cría de alimoche en la España peninsular. En un primer paso (a) la variación de la matriz de datos es explicada por tres grupos de variables explicativas: relieve-usos del suelo (RLU), disponibilidad de comida (FA) y estructura del paisaje (LS). En un segundo paso (b), el relieve-usos del suelo, disponibilidad de comida y estructura del paisaje son agrupados dentro de la variable hábitat (H) y la variación es explicada con esta variable, así como con las variables descriptivas de la presión humana (HP) y la presencia de coespecíficos (CP).

a) Paso 1		b) Paso 2	
Efectos puros		Efectos puros	
	$a = D_{(RLU + FA + LS)} - D_{(FA + LS)}$		$a' = D_{(H + CP + HP)} - D_{(CP + HP)}$
Relieve-usos del suelo		Hábitat	
	$b = D_{(RLU + FA + LS)} - D_{(RLU + LS)}$		$b' = D_{(H + CP + HP)} - D_{(H + HP)}$
Disponibilidad de comida		Presencia de coespecíficos	
	$c = D_{(RLU + FA + LS)} - D_{(FA + RLU)}$		$c' = D_{(H + CP + HP)} - D_{(H + CP)}$
Estructura del paisaje		Presión humana	
Efectos conjuntos		Efectos conjuntos	
	$d = D_{(d + e + f + g)} - (D_{(FA)} - b)$		$d' = D_{(d' + e' + f' + g')} - (D_{(CP)} - b')$
Relieve-usos del suelo y estructura del paisaje		Hábitat y presión humana	
	$e = D_{(d + e + f + g)} - (D_{(LS)} - c)$		$e' = D_{(d' + e' + f' + g')} - (D_{(HP)} - c')$
Relieve-usos del suelo y disponibilidad de comida		Hábitat y presencia de coespecíficos	
	$f = D_{(d + e + f + g)} - (D_{(RLU)} - a)$		$f' = D_{(d' + e' + f' + g')} - (D_{(H)} - a')$
Disponibilidad de comida y estructura del paisaje		Presencia de coespecíficos y presión humana	
	$g = D_{(d + e + f + g)} - d - e - f$		$g' = D_{(d' + e' + f' + g')} - d' - e' - f'$
Relieve-usos del suelo, disponibilidad de comida y estructura del paisaje		Hábitat, presencia de coespecíficos y presión humana	

*Proceso de modelado.*

La probabilidad de extinción de los territorios fue descrita matemáticamente mediante el uso de Modelos Lineales Generalizados, usando como función de enlace a la logística (0: territorio ocupado, 1: territorio extinto) y como distribución de error a la binomial (McCullagh y Nelder 1989). Se realizaron de forma separada modelos progresivos por pasos excluyendo, dentro de cada grupo (o subgrupo), las variables que no contribuyeron significativamente ( $p > 0.05$ ) a la explicación de la extinción. Para los casos en que podría tener un sentido biológico, se testó tanto las variables en su forma lineal como cuadrática. Para cada modelo significativo, calculamos el porcentaje de la *deviance* explicado y el criterio de información de Akaike (AIC). La primera es una medida de la cantidad de variabilidad explicada por las variables incluidas en el modelo, mientras que el segundo es utilizado normalmente para ordenar modelos alternativos (normalmente, modelos con menos de 2 unidades *AIC* de diferencia se consideran como modelos estadísticamente alternativos).

Debido a que los valores que toma una variable en lugares próximos pueden ser más similares entre sí que lo que cabría esperar en un conjunto de observaciones al azar debido a la autocorrelación espacial (Legendre 1993), se ha corregido este efecto en los procesos de extinción incluyendo en cada modelo un polinomio de la forma  $b_1x + b_2y + b_3x^2 + b_4xy + b_5y^2 + b_6x^3 + b_7x^2y + b_8xy^2 + b_9y^3$ , que describe la estructura espacial de los datos en función de las coordenadas

geográficas ( $x$  e  $y$ ) de los territorios. Este polinomio, que representa una superficie cúbica de tendencias, asegura no sólo la extracción de la autocorrelación debida a la existencia de gradientes lineales, sino también la de formaciones más complejas como parches de agregación o huecos en la distribución, que requieren de términos cuadráticos o cúbicos para ser correctamente descritos (Legendre 1993, Legendre y Legendre 1998).

Debido a problemas de sinergia entre variables, en los análisis realizados a escala del Valle del Ebro no fue posible utilizar la partición de la varianza tal y como se ha hecho para el análisis a escala de la península. Por lo tanto, se han realizado los análisis mediante un modelado clásico por pasos hacia adelante para excluir las variables que no contribuyeran significativamente ( $p > 0.05$ ) a explicar la extinción. La probabilidad de extinción de los territorios fue descrita matemáticamente utilizando Modelos Lineales Generalizados, usando como función de enlace a la logística (0: territorio ocupado; 1: territorio extinto) y como distribución de error a la binomial (McCullagh y Nelder 1989).

## **RESULTADOS**

### ***I- Análisis a escala nacional***

*Factores que afectan a la probabilidad de extinción de territorios:  
regresiones logísticas y partición de la deviance*

Las variables retenidas en los modelos como estadísticamente significativas (Tabla 3) indican que, a escala peninsular, los territorios extintos de alimoches se hallan en zonas con poco relieve (IRR), y poca cobertura de vegetación natural (NAT) y cultivos extensivos (EAG). Estas zonas presentan baja diversidad de hábitat (DIV) y están muy fragmentadas (NPA). Estas dos variables explicaron mejor la extinción al ser incluidas como cuadráticas. Por otra parte, la producción primaria (PPI) fue menor en los territorios extintos que en los ocupados. Teniendo en cuenta su posición con respecto al resto de la población, los territorios extintos estuvieron en general más aislados de territorios de coespecíficos (SOT) y más alejados de dormideros comunales (DRS). Hay que destacar que el número de eventos de envenenamiento (POI) registrado en las cercanías de los territorios extintos indica una alta incidencia del uso ilegal de veneno en las cercanías de estos territorios. Todas las variables incluidas en los modelos finales fueron medidas a escala de área de campeo, no de territorio. No hubo modelos alternativos.

El modelo de hábitat (relieve-usos del suelo, disponibilidad de alimento y estructura del paisaje, Paso 1 en la Figura 2a) explicó un 20.7% de la *deviance*, que se incrementó hasta un 33.1% al incluir las variables de presencia de coespecíficos y presión humana (Paso 2 en Figura 2a). De las componentes de hábitat (Figura 2b, Paso 1), el efecto conjunto de relieve-usos del suelo, disponibilidad de comida y estructura del paisaje ( $g = 34.5\%$  del total de *deviance* explicada), el efecto puro de la estructura del paisaje ( $c = 33.5\%$ ), el efecto combinado

del relieve-usos del suelo y la estructura del paisaje ( $d = 17.8\%$ ) y el efecto puro del relieve-usos del suelo ( $a = 12.0\%$ ) fueron los componentes más representativos de la partición de la *deviance*, explicando más del 97% del total. El resto (menos del 3%) se explicó por los componentes  $b$ ,  $e$ , y  $f$  ( $0.4\%$ ,  $1.5\%$  y  $0.8\%$ , respectivamente). Del total de *deviance* explicada en el segundo paso (Figura 2b, Paso 2), el efecto puro de la presencia de coespecíficos ( $b' = 34.14\%$ ) y del hábitat ( $a' = 26.1\%$ ), seguido por el efecto conjunto de los tres grupos de variables (hábitat, presencia de coespecíficos y presión humana,  $g' = 21.6\%$ ), el efecto conjunto del hábitat y la presión humana ( $d' = 14.5\%$ ) y el efecto puro de la presión humana ( $c' = 2.8\%$ ) fueron los componentes más importantes de la partición. La *deviance* explicada por el resto ( $e'$  y  $f'$ ) fue muy baja (menos del 1%).

En resumen, las regresiones logísticas y la partición de la *deviance* indican que el aislamiento respecto a los territorios de coespecíficos y la distancia al dormitorio más cercano fueron las variables más importantes a la hora de describir el patrón de extinción de los territorios de alimoche en la España peninsular ( $b'$  en Figura 2b; SOT y DRS en modelo de Tabla 3). Las variables de hábitat, principalmente las relacionadas con la estructura del paisaje ( $c$  en Figura 2b; DIV y NPA en modelo de Tabla 3) y el relieve y los usos del suelo ( $a$  en Figura 2b; NAT, IRR y EAG en modelo de Tabla 3), también fueron buenos descriptores de la extinción de territorios. La disponibilidad de alimento ( $b$  en Figura 2b), que fue por sí misma marginalmente importante, estuvo representada únicamente por el

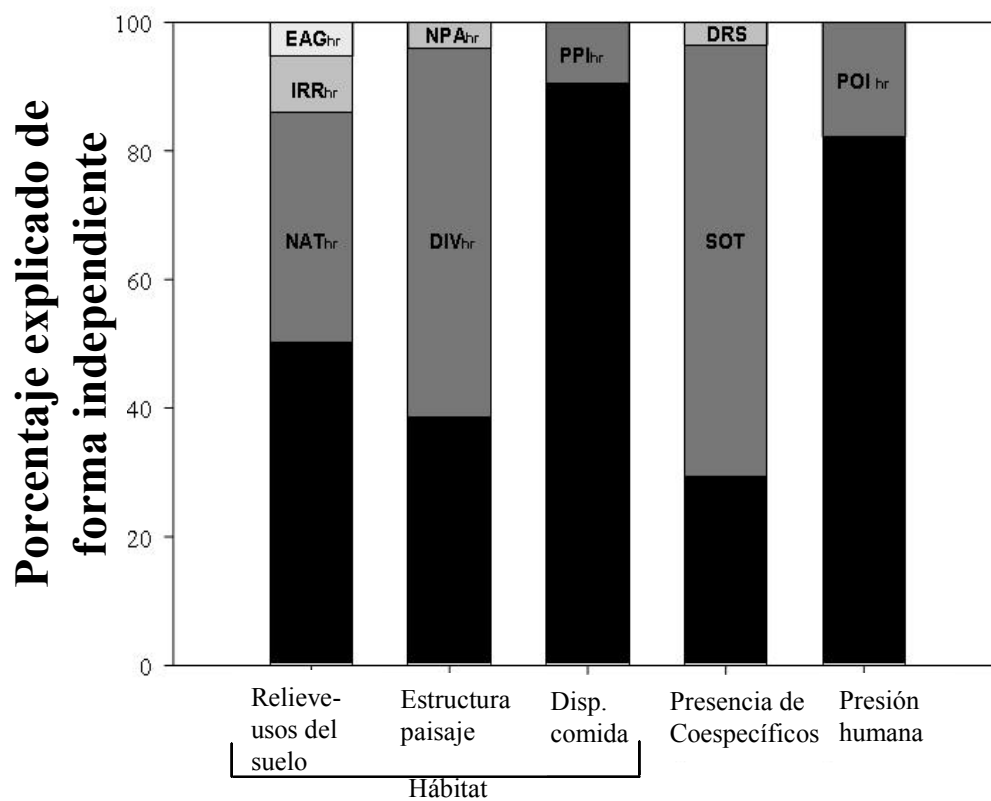
índice de productividad primaria del medio (PPI en modelo de Tabla 3) medido a escala de área de campeo. El número de eventos de envenenamiento ( $c'$  en Figura 2b; POI en modelo de Tabla 3) en el área de campeo fue otra variable seleccionada significativamente en el modelo. En concreto, esta variable es la única que puede ser considerada como una causa directamente ligada a la extinción de territorios a través de la muerte de los adultos reproductores.

**Tabla 3.** Modelos Lineales Generalizados para explicar la probabilidad de extinción de los territorios de alimoche en la España peninsular. Las variables espaciales se incluyeron en todos los modelos, aunque por simplicidad no aparecen en la tabla. HR indica que las variables fueron medidas a escala de área de campeo. Grados de libertad: 1711.

HÁBITAT	Variables	Estimate	SE	Z	P
<b>Relieve-usos del suelo</b>	<b>NAT<sub>hr</sub></b>	-3.64	-8.30	4.38E <sup>-1</sup>	<0.001
	<b>IRR<sub>hr</sub></b>	-2.29E <sup>-1</sup>	-4.42	5.17E <sup>-2</sup>	<0.001
	<b>EAG<sub>hr</sub></b>	-1.92	-3.72	5.16E <sup>-1</sup>	<0.001
<b>Estructura del paisaje</b>	<b>DIV<sub>hr</sub></b>	-2.09	-5.32	3.92 E <sup>-1</sup>	<0.001
	<b>DIV<sub>hr</sub><sup>2</sup></b>	2.74E <sup>-1</sup>	3.53	7.75E <sup>-1</sup>	<0.001
	<b>NPA<sub>hr</sub></b>	1.56E <sup>-2</sup>	3.35	4.64E <sup>-3</sup>	<0.001
	<b>NPA<sub>hr</sub><sup>2</sup></b>	-3.29E <sup>-5</sup>	-2.64	1.25E <sup>-5</sup>	<0.001
<b>Disponibilidad de alimento</b>	<b>PPI<sub>hr</sub></b>	-2.29E <sup>-3</sup>	-3.73	6.15E <sup>-4</sup>	<0.001
<b>PRESENCIA DE COESPECÍFICOS</b>					
	<b>SOT</b>	-19.6	-7.93	2.49	<0.001
	<b>DRS</b>	9.35E <sup>-11</sup>	3.57	2.62E <sup>-11</sup>	<0.001
<b>PRESIÓN HUMANA</b>					
	<b>POI<sub>hr</sub></b>	1.75E <sup>-2</sup>	4.89	3.57E <sup>-3</sup>	<0.001

El término espacial (es decir, el polinomio que describe la superficie de tendencia cúbica) explicó una parte variable de la variación existente en la base de datos, siendo muy importante para los modelos de disponibilidad de alimento y presión humana (91 y 82% de

la *deviance* explicada respectivamente; Figura 3). Para el resto de los modelos, el componente espacial explicó entre el 29 y el 50% de la variación en la probabilidad de extinción de territorios (estructura del paisaje: 38%, relieve-usos del suelo: 50%, presencia de coespecíficos: 29%; Figura 3).



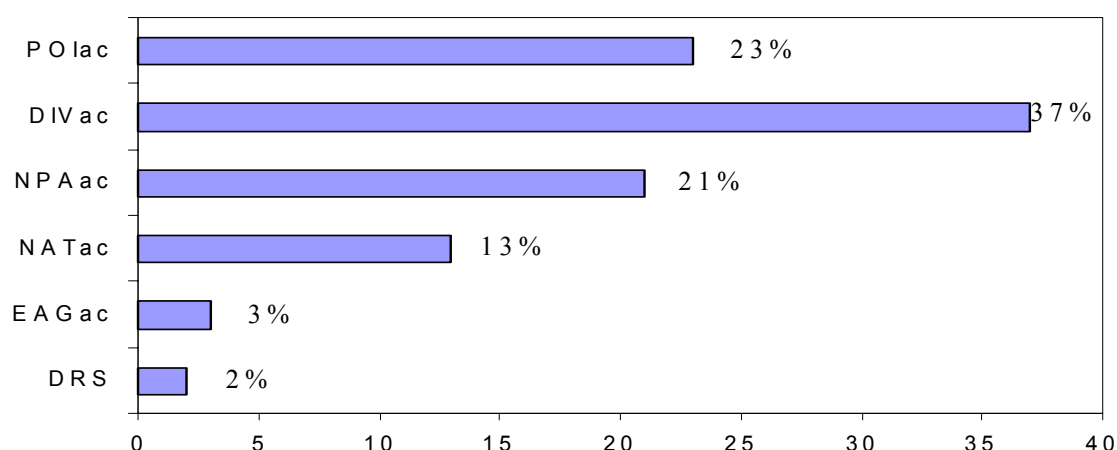
**Figura 3.** Resultados del análisis de partición de la varianza para la determinación de la contribución de cada variable explicativa incluida en cada modelo. En negro se representa la porción de la varianza explicada por el patrón espacial de los territorios.

*Prioridades de conservación: análisis de partición jerárquica*

De todas las variables retenidas por los modelos para explicar la probabilidad de extinción (Tabla 3), sólo unas pocas son susceptibles de ser modificadas a través de medidas de gestión. Por lo tanto, sólo se han incluido estas variables en el análisis de partición jerárquica, concretamente: diversidad (DIV) y número de manchas (NPA), proporción de vegetación natural (NAT) y tierras destinadas a la agricultura extensiva (EAG), número de eventos de envenenamiento (POI), y distancia al dormitorio comunal más cercano (DRS). El porcentaje de variabilidad explicado de forma independiente por cada variable (Figura 4), indica que las propuestas de conservación deberían ir encaminadas a mantener la diversidad en los usos del suelo (37%), especialmente de aquellas zonas con vegetación natural (13%) y agricultura extensiva (3%), a la par que reducir la fragmentación de estos hábitats (NPA: 21%). Además, el envenenamiento de fauna silvestre (POI 23%) debe ser eliminado totalmente.

Aunque la importancia relativa de la distancia a los dormitorios comunales parece ser baja (DRS 2%), estos resultados indican que sería importante garantizar su conservación, e incluso intentar promover la formación de nuevos dormitorios en aquellas zonas donde no existen.





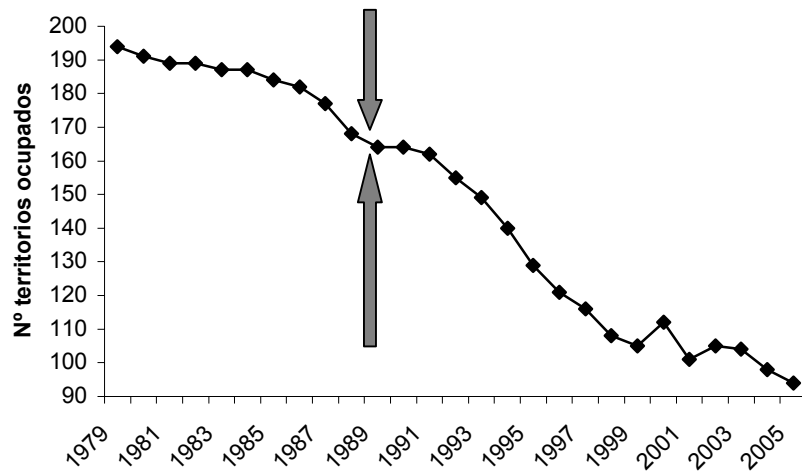
**Figura 4.** Porcentaje de variabilidad explicada de forma independiente por cada una de las variables susceptibles de ser modificadas a través de acciones de manejo, según resultados del análisis de partición jerárquica. EAG: Proporción de cobertura ocupada por agricultura extensiva, NAT: Proporción de cobertura ocupada por vegetación natural, DIV: Diversidad de usos del suelo, NPA: Número de manchas, POI: número de episodios de envenenamiento (todas las variables hasta aquí son para el área de campeo), DRS: distancia al dormitorio comunal más cercano.

## II- Análisis a escala local

### *Extinción de territorios*

Desde 1979 hasta 2005 se ha obtenido información sobre la ocupación de 206 territorios de alimoche en el valle del Ebro. Del total, cinco han sido ocupados únicamente un año, tres han permanecido ocupados por un periodo de entre 3 y 5 años y el resto han sido ocupados durante un plazo prolongado (más de cinco años). Durante este periodo, la población se ha reducido en aproximadamente un 50%, es decir, en apenas cuatro generaciones (edad media de incorporación a

la población reproductora 6.5 años; datos propios) ha pasado de cerca de 200 parejas reproductoras a algo menos de 100 (Figura 5).



**Figura 5.** Número de territorios de alimoche ocupados

en el área de estudio durante el periodo 1979-2005.

Las flechas indican la irrupción de la enfermedad hemorrágica del conejo silvestre (EHC) en 1989.

Este declive ha sido patente desde comienzos de los años 80 (reducción de un 13.4% entre 1979 y 1988), aunque se ha agudizado desde finales de esa década, coincidiendo con la irrupción de la EHC (reducción en un 37.5% entre 1989 y 1999). Afortunadamente, durante los últimos años este declive parece haberse suavizado sustancialmente (reducción en un 10.48% entre 1999 y 2005).

*Factores que afectan a la probabilidad de extinción de territorios: regresiones logísticas y partición jerárquica de la deviance*

Las variables retenidas en los modelos como estadísticamente significativas indican que los territorios de alimoche extintos entre 1979

y 1988 tenían menos vegetación natural (NAT) y estaban más alejados de dormideros comunales de la especie (DRS) que los que se mantuvieron ocupados durante este periodo (Tabla 2). Ambas variables, sin embargo, tuvieron un mejor ajuste al ser incorporadas en su forma cuadrática.

**Tabla 2.** Variables retenidas como significativas en el Modelo Lineal General de extinción para el periodo 1979-1988. Los valores correspondientes a las variables del polinomio no aparecen en la tabla.

	Estimate	SE	Chi2	p	Dev. expl.
Intercepto	-6.4155	2.0588			20.98%
NAT	33.6834	13.5799	8.49	0.0036	
NAT2	-59.1797	23.9237	10.37	0.0013	
DRS	0.3177	0.4372	0.54	0.4609	
DRS2	-0.9392	0.3665	9.43	0.0021	

Las variables retenidas como significativas en el modelo de extinción para el periodo 1989-2005 indicaron que los territorios de alimoche extintos en estos últimos años estaban en zonas de baja productividad primaria y con un uso intensivo de venenos, aislados de otros territorios ocupados y alejados de núcleos urbanos (Tabla 3).

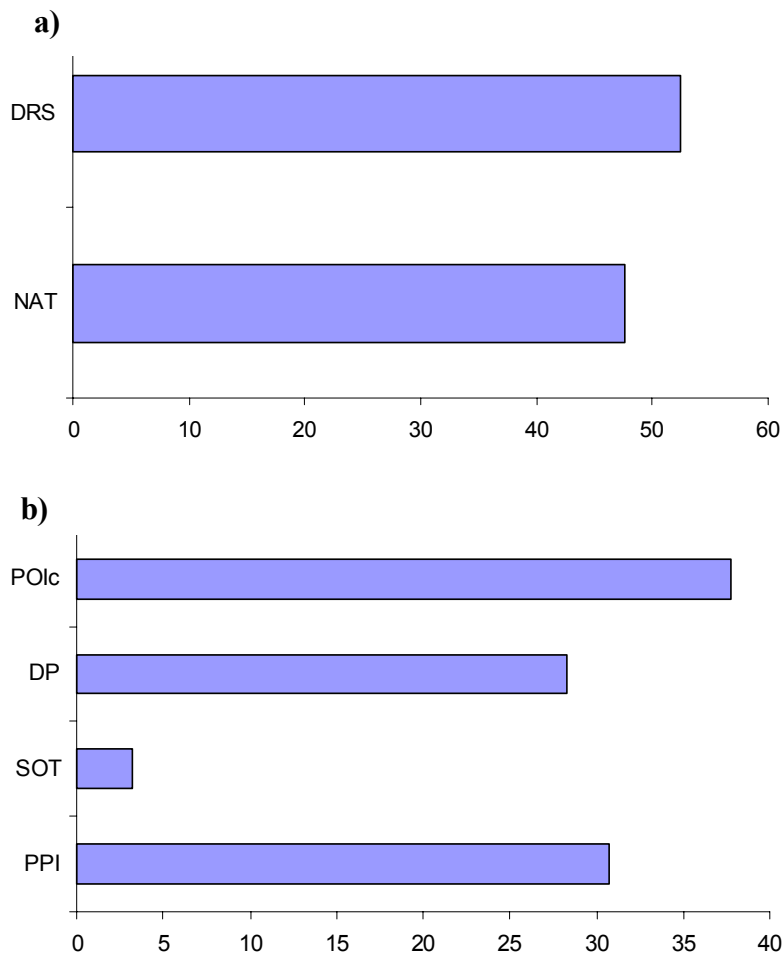
Por su parte, los polinomios espaciales explicaron un 9.75 % de la varianza del modelo de extinción para el periodo 1979-1988 y un 4.3 % del modelo para el periodo año 1989-2005, respectivamente.

El análisis jerárquico indicó que hasta el año 1988 la distancia a los dormideros era la variable más importante para predecir la

**Tabla 3.** Variables retenidas como significativas en el Modelo Lineal General de extinción para el periodo 1989- 2005. Los valores correspondientes a las variables del polinomio no aparecen en la tabla.

	Estimate	SE	Chi2	p	dev
Intercepto	5.1639	1.9242			15.55%
PPI	-0.0143	0.005	9.07	0.0026	
SOT	4.3196	1.3362	1.66	0.0006	
SOT2	-2.2894	0.6697	4.12	0.0002	
DP	0.0391	0.3042	0.02	0.8976	
DP2	-0.5029	0.2129	6.22	0.0126	
POIc	0.0345	0.0183	4.87	0.0273	

extinción de territorios (DRS 52.4%), seguida de cerca por la proporción de vegetación natural en el territorio (NAT 47.6%, Figura 6a). En el periodo posterior a la irrupción de la EHC (1989-2005), la variable que más explicó la extinción fue el uso de veneno (POIc 37.75%), seguida por la productividad primaria (PPI 30.77%) y la distancia a poblaciones (DP 28.29%; Figura 6b). El aislamiento respecto a otros territorios ocupados de la especie (SOT) explicó menos de un 5% de la variabilidad en la probabilidad de extinción.



**Figura 6.** Porcentaje de variabilidad explicada de forma independiente por cada una de las variables retenidas como significativas en los modelos de extinción de territorios. a) 1979- 1988 y b) 1989-2005.

## DISCUSIÓN

### *Factores que afectan a la probabilidad de extinción de territorios*

Los procesos de extinción son, en general, el resultado de la interacción de distintos efectos difíciles de separar, por lo que el

desarrollo de metodologías que permitan identificar y separar qué parte del efecto es pura y cuál es combinada es fundamental tanto desde el punto de vista de la ecología teórica como de la ecología aplicada.

De forma similar a la partición de varianza propuesta por Borcard y cols. (1992), el método de partición de *deviance* utilizado en este capítulo saca partido de la utilidad de los Modelos Lineales Generalizados para abordar datos biológicos a la par que extiende su uso dentro del marco de la descomposición de la varianza. En este capítulo, se ha mostrado que en los casos en que esta metodología es aplicable, los análisis de partición de *deviance* son una herramienta útil para identificar la contribución de una serie de factores y sus efectos combinados a los procesos de extinción. Sin embargo, la sinergia entre variables puede imposibilitar la utilización de esta metodología, en cuyo caso es necesario recurrir a los análisis tradicionales. Nuestros resultados muestran que, a escala de la península, los territorios de alimoche extintos se hallaron en zonas aisladas de territorios de coespecíficos, y alejados de dormideros comunales, donde la actividad humana ha reducido la superficie de hábitats naturales, incrementando la fragmentación y reduciendo la diversidad en el tipo de hábitats y donde el uso de veneno para el control ilegal de predadores ha sido común. A escala local (Valle del Ebro), se ha detectado un cambio en los factores determinantes de la extinción. Así, mientras en el periodo previo a la irrupción de la EHC (1979-1988) los territorios con menos cobertura natural y más alejados de dormideros comunales fueron más susceptibles de extinguirse, a partir de 1989, tras la irrupción de la

EHC, los territorios con mayor probabilidad de extinción fueron aquellos con una mayor presencia de veneno, menor productividad primaria, más alejados de núcleos habitados y más aislados de otros territorios de coespecíficos.

La contribución relativa de cada efecto, en términos del porcentaje de *deviance* explicada por cada uno, debe ser tomada con cautela y teniendo en cuenta la historia vital de la especie para comprender correctamente las relaciones encontradas, así como para intentar inferir posibles causalidades. En este modelo de estudio, la definición de territorio extinto (es decir, aquellos territorios vacíos en el año para el que se realiza el análisis: 2000 a escala peninsular, 1988 y 2005 a escala local) en realidad mezcla dos procesos asociados (extinción y recolonización), lo que debe ser tenido en cuenta a la hora de hacer una correcta interpretación de los resultados de los análisis. Como ya se ha mencionado, el alimoche es un ave con alta fidelidad al territorio, de larga vida y monógamo. Por lo tanto, las variables ligadas a la muerte simultánea de ambos miembros de la pareja deberían ser consideradas como la causa primaria de extinción. Después, las características intrínsecas de cada territorio, tales como idoneidad del hábitat y proximidad a territorios de coespecíficos, pueden facilitar la recolonización de los territorios (produciéndose, por lo tanto, una extinción a corto plazo) o, por el contrario, favorecer que permanezcan vacíos a largo plazo (dando lugar a una extinción a largo plazo). Desde el punto de vista de la conservación, es fundamental diferenciar

claramente las causas que provocan la extinción, de las causas que dificultan o impiden la recolonización.

La relación significativa entre el uso ilegal de veneno y el riesgo de extinción, a pesar de la dificultad intrínseca que presenta esta variable para ser medida de forma detallada, posiblemente indica que ésta ha sido la principal causa de extinción a corto plazo en la población española de alimoche, tanto a escala nacional como a escala local (Valle del Ebro) tras la irrupción de la EHC. Aunque a escala de la península la variable de veneno explicó muy poco la extinción por sí misma, el alto poder explicativo de su combinación con las características del hábitat parece indicar una alta incidencia del veneno en las zonas con vegetación natural y cultivos extensivos adecuados para las especies de caza menor, como el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) y la perdiz roja (*Alectoris rufa*). De hecho, el 80 % de los eventos de envenenamiento registrados por WWF-ADENA en la década de los 90, fueron en cotos de caza menor (C. Cano com. pers.), donde los cazadores argumentan que los predadores son los responsables del declive del conejo silvestre (Villafuerte y cols. 1998). Esta persecución, si bien podía tener cierta magnitud antes del hundimiento de las poblaciones de conejo (Perea y cols. 1989), sin duda se ha agudizado después de la irrupción de la EHC (Villafuerte y cols. 1998). Coincidiendo con esto, el periodo de máximo declive de la especie en el Valle del Ebro se dio en la década de los 90. Aunque el objetivo de los pequeños cebos o cadáveres envenenados son normalmente mamíferos carnívoros como el zorro (*Vulpes vulpes*), el tipo de cebos utilizados



normalmente hacen al alimoche, al igual que a otras aves rapaces oportunistas, especialmente susceptibles al uso de veneno (Villafuerte y cols. 1998, Blanco y Montoya 2004, Whitfield y cols. 2004a). El brusco y generalizado declive de alguna de estas especies amenazadas (Madroño y cols. 2004, ver resultados) indica la necesidad de tomar medidas urgentes para resolver este conflicto predador-presa-hombre.

Algunos procesos ecológicos que actúan a nivel de la población pueden ser el resultado de comportamientos individuales. El gran porcentaje de *deviance* explicado por el modelo de presencia de coespecíficos (principalmente el aislamiento con respecto a otros territorios ocupados por la especie) en el análisis a escala peninsular sugiere que tanto la filopatría como la atracción coespecífica, probablemente actuando juntas, podrían ser los factores más importantes en la determinación de la persistencia a largo plazo de los territorios de alimoche. La dispersión natal en esta especie es especialmente baja teniendo en cuenta su tamaño corporal (mediana: 17 km en machos y 22 km en hembras; datos propios), por lo que parece ser que los individuos dispersantes tienden a ocupar territorios que se hallan cerca de sus zonas de nacimiento, facilitando por lo tanto el reemplazo de individuos muertos y/o la recolonización de territorios situados en áreas de alta densidad. Esto reforzaría el patrón no aleatorio de distribución de territorios a escala nacional (Figura 1a). En otras especies, patrones similares han sido también explicados por el efecto de la atracción entre coespecíficos (Forero y cols. 2002, Etterson 2003, Serrano y Tella 2003). En este contexto, los territorios situados

en zonas aisladas con respecto a otros territorios de la especie (zonas de baja densidad) que queden vacíos aunque sea por procesos estocásticos o demográficos (Hanski 1999) podrían mantenerse extintos a largo plazo. Esta idea se refuerza con los resultados encontrados a escala local (Valle del Ebro), donde el aislamiento tiene relevancia en la probabilidad de extinción tras el declive poblacional de esta especie (reducción en la densidad de territorios). Sin embargo, y de acuerdo con la teoría de metapoblaciones (Hanski 1999), la reciente recolonización de algunos territorios vacíos y el establecimiento de algunas parejas nuevas (Donázar 2004, Grande y cols. 2004) sugiere que el mantenimiento de poblaciones sanas que funcionen como fuentes de individuos podría invertir la tendencia negativa de otros núcleos.

Además de la proximidad a los territorios ocupados, la distancia a dormideros comunales entró como variable significativa para explicar la persistencia de los territorios a escala peninsular, lo que refuerza la importancia del comportamiento social de la especie. Este parece ser el primer estudio que apoya la hipótesis de que los dormideros comunales pueden facilitar la formación de parejas y la ocupación de territorios en sus cercanías (Blanco y Tella 1999). Esta hipótesis nació del estudio a largo plazo de una población de chovas piquirrojas (*Pyrhcorax pyrrhcorax*) marcadas individualmente. Esta especie de larga vida tiene algunas similitudes en su historia vital con el alimoche, como es el hecho de que los individuos subadultos se reúnen en dormideros comunales durante sus primeros años de vida para posteriormente

emparejarse y ocupar un territorio de por vida. Al igual que en las chovas, los dormideros de alimoche atraen individuos no reproductores de zonas muy amplias (Donázar y cols. 1996, Grande y cols. 2004). Datos preliminares de radioseguimiento indican que los individuos no emparejados de alimoche centran su actividad alrededor de estos dormideros comunales, lo que podría facilitar la formación de pareja, el reemplazo de individuos muertos y la recolonización de territorios en sus cercanías (Grande y cols. 2004, datos inéditos). En el análisis del Valle del Ebro, esta variable únicamente fue significativa durante el periodo previo a la irrupción de la EHC. Es posible que la desaparición de alguno de estos dormideros (Donázar y cols. 1996, Tella y cols. 2000a) tras la desaparición de las fuentes de alimento de las que dependían (dos de ellos, al menos, de conejo) y el elevado impacto del veneno como agente determinante de la extinción de territorios en esta zona hayan ocultado el efecto positivo de la presencia de dormideros en el segundo periodo analizado. Sin embargo, hay que destacar que en la zona del Valle del Ebro se encuentra un elevado número de dormideros, por lo que la distancia de los territorios de esta zona a un dormidero sería menor que en otras zonas de la península.

Aunque la disponibilidad de alimento ha sido tradicionalmente considerada como uno de los factores más importantes en la limitación de las poblaciones de aves (Newton 1998), en este trabajo no se han encontrado evidencias claras que apoyen esta hipótesis a la hora de explicar la extinción de territorios de alimoche. Este resultado puede deberse a que las variables utilizadas no son adecuadas (por ejemplo, la

carga ganadera no tiene porque reflejar la accesibilidad de carroñas para los buitres), o también al hecho de que esta especie es muy oportunista y, por lo tanto, capaz de adaptar su dieta a los distintos recursos de alimento de que dispone, incluyendo una proporción importante de presas salvajes tales como pequeños mamíferos, peces, reptiles y aves (Donázar 1993). En este sentido, la productividad primaria intrínseca de un área, medida en este análisis mediante una variable (PPI) que podría reflejar de forma indirecta la abundancia de presas salvajes parece ser importante en la persistencia a largo plazo de los territorios de alimoche. Más aún, el alto porcentaje de variabilidad explicada por el efecto conjunto del relieve y los usos del suelo, la estructura del paisaje y la disponibilidad de recursos tróficos (fracción *g* en Figura 2b) sugiere que los paisajes heterogéneos, dominados por vegetación natural y cultivos extensivos, donde la disponibilidad de alimento es alta tanto en lo relativo a pequeñas presas salvajes (Angulo 2003) como en cuanto a cadáveres de ganado extensivo (Donázar y cols. 1997), pueden reducir la probabilidad de extinción de territorios de esta especie a largo plazo. Para el Valle del Ebro, la influencia de la vegetación natural en el periodo 1979-1988 podría estar reflejando la importancia de este tipo de cobertura para el conejo (Angulo 2003, Calvete y cols. 2004), presa fundamental para la especie en esa zona hasta la llegada de la EHC (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1991). La drástica reducción en las poblaciones de conejo provocadas por esta enfermedad (Villafuerte y cols. 1995), sin embargo, podrían determinar que, en el periodo posterior a la EHC, los territorios con menor riesgo de

extinción fueran los localizados en zonas con alta productividad primaria (PPI), representadas en el Valle del Ebro por las zonas de ribera. Aquí, la diversidad de hábitats es mayor y, por lo tanto, los alimoches pueden acceder a presas alternativas, como peces, anfibios y paseriformes (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1991).

Los resultados de este trabajo sugieren que, aunque los muladares pueden ser localmente importantes (Donázar 1993, Liberatori y Penteriani 2001, Sarà y Di Vittorio 2003, capítulo 2), no son relevantes en el mantenimiento de los territorios de cría a escala nacional. Este resultado, sin embargo, debe ser tomado con cautela. Por una parte, los muladares registrados a esta escala son aquellos con una alta disponibilidad de carroña y, por lo tanto, con una gran capacidad para atraer elevados números de buitres leonados (*Gyps fulvus*). Lamentablemente, no se han podido contabilizar aquellos con escasos aportes de carroñas provenientes de pequeñas explotaciones ganaderas, preferidos habitualmente por los alimoches (Tella 1993). A escala local (Valle del Ebro), donde la información sobre estos puntos de alimentación es mucho más completa, tampoco se detectó un efecto de los muladares en la persistencia de territorios. Esto puede ser consecuencia del desconocimiento de alguno de estos puntos de alimentación o, por el contrario, de que su alta disponibilidad en toda el área reduzca las posibles diferencias entre territorios. En cualquier caso, y si bien en la actualidad no han resultado trascendentales, la existencia de estas fuentes predecibles de alimento podría jugar un papel muy importante en el futuro, ya que cabe esperar que las

modificaciones en el paisaje impuestas por la intensificación de la producción agrícola (eliminación de la heterogeneidad en el hábitat a lo largo de todo el país) disminuyan aún más la disponibilidad de presas salvajes para el alimoche. Paralelamente, la intensificación en las prácticas ganaderas implicará una mayor proporción de ganado estabulado, lo que sumado a las disposiciones sanitarias que prohíben el abandono de restos animales en el campo (especialmente después de la irrupción de la Encefalopatía Espongiforme Bovina o mal de las vacas locas a principios del 2000; Tella 2001), reducirá la disponibilidad de alimento para esta especie. Finalmente, los muladares son una pieza fundamental de cara a garantizar la conservación de los dormideros comunales que aglutinan a prácticamente toda la población no reproductora de esta especie (Donázar y cols. 1996) y que, como se ha comentado más arriba, son importantes para mantener los territorios de cría. Por lo tanto, es importante establecer una red de muladares legalizados que, al mismo tiempo que cumplen con todos los requerimientos sanitarios (ver capítulo 5), aseguren el suministro futuro de comida para ésta y otras especies en peligro (Tella 2001).

Hay que señalar también que la partición de la *deviance* del análisis a escala nacional y, especialmente, el modelado más tradicional mediante GLMS para la población del Valle del Ebro fueron incapaces de explicar una parte importante de la variabilidad en la base de datos. Esto puede ser debido a la naturaleza compleja de la extinción como variable dependiente, como se ha explicado más arriba, o a la falta de información detallada sobre algunas de las variables analizadas (como

el veneno o la disponibilidad de alimento) o no analizadas, pero que pueden jugar un papel importante (por ejemplo, presencia de tendidos eléctricos, parques eólicos; Guillemete y Larsen 2002, Grande y cols. 2004; Barrios y Rodríguez 2004).

### *Utilidad de los estudios a distintas escalas*

En general, los cambios en la escala del análisis de un fenómeno ecológico, ya sea debido a un cambio en el tamaño de la unidad de medida, la forma, el espaciado o la extensión en que se miden dichas unidades, generan variaciones en los resultados de los análisis estadísticos sobre dichos procesos (Dungan y cols. 2002, Lawler y Edwards 2006). Además, la relación entre una determinada variable explicativa y una variable respuesta cambia en función del tamaño que tenga la unidad de medida debido a distintos factores. Por una parte, es evidente que el cambio en el tamaño de la unidad utilizada alterará los patrones de distribución de las variables (Dungan y cols. 2002). Por otro lado, la percepción del paisaje por parte de una especie, que viene dada por su escala de movimiento, determinará su respuesta frente a determinadas variables (Morris 1987). Dos de estos aspectos han sido abordados en el presente trabajo: a) cambio en el tamaño de la unidad de muestreo (variables medidas en el territorio y en el área de campeo) y b) cambio en la extensión en la que se realiza el estudio (análisis a escala local y a escala peninsular). Nuestros resultados muestran que las variables retenidas como significativas en los modelos son aquellas

medidas a escala del área de campeo y no a escala del territorio de nidificación. Esto indica que, al menos en el ámbito peninsular, los factores que afectan a la probabilidad de extinción de los territorios actuarían en el ámbito del paisaje.

La aproximación multiescalar de este trabajo ha permitido también determinar las variables involucradas en la formación de sumideros poblacionales para el alimoche. Más aún, si la presencia de coespecíficos es utilizada por los individuos como un indicador de calidad del hábitat, cabe esperar que esta zona esté funcionando realmente como una trampa ecológica para los alimoches en dispersión. En cualquier caso, áreas como la evaluada en este estudio podrían desestabilizar la dinámica general de la especie y acentuar su tendencia negativa general (Hanski 1999).

*Aplicaciones de la partición de la deviance y la partición jerárquica para establecer prioridades de conservación*

La partición de la *deviance* propuesta en este trabajo y la partición jerárquica de la varianza tradicional han permitido extraer conclusiones importantes de cara a diseñar medidas de conservación para la especie objeto de estudio a escala peninsular. Por un lado, el término espacial incluido en nuestros modelos explicó una parte variable de la variabilidad recogida por los modelos (desde cerca del 30% en el de presencia de coespecíficos hasta el 80% en el de disponibilidad de comida y presión humana). Esto significa que los



territorios extintos no se hallan distribuidos al azar, sino que están agregados en zonas determinando "puntos calientes" de extinción. Esta conclusión no puede ser obtenida simplemente mirando la Figura 1a, sino que se requiere testar simultáneamente las hipótesis propuestas para explicar la extinción, a la vez que se controla por la autocorrelación espacial. Esta componente espacial puede ser explicada por algunos factores conocidos, pero que son difíciles de medir adecuadamente, tales como la distribución espacial contagiosa del uso ilegal del veneno o de la persecución no uniforme por parte de las autoridades de los ganaderos que abandonan ganado en el campo y los muladares (obs. pers.).

Por otra parte, la importancia del componente espacial así como el hecho de que todas las variables significativas fueron aquellas medidas a escala del área de campeo, sugieren que la conservación de la población reproductora de alimoche debe ser llevada a cabo a escala de paisaje más que a escala local. En este sentido, algunas de las modificaciones del medio que están afectando a la especie, tales como los cambios en la agricultura y el desarrollo de infraestructuras, se diseñan y financian para ser aplicadas a gran escala (Pain y Pienkowski 1997). Por ello, algunas de las herramientas de manejo útiles para conservar a ésta y otras especies en peligro (Tella y cols. 1998, Blanco y cols. 1998, Sánchez-Zapata y Calvo 1999, Carrete y Donázar 2005) ya están en funcionamiento, como son las ayudas agroambientales dirigidas a mantener sistemas poco intensivos de explotación agrícola compatibles con la conservación de la naturaleza.

Por desgracia, los problemas de sinergia entre variables a nivel del Valle del Ebro han impedido realizar a esta escala el mismo procedimiento analítico utilizado a escala peninsular. Sin embargo, la elevada *deviance* explicada por el veneno en el periodo posterior a la irrupción de la EHC sugiere que la erradicación de este factor de mortalidad debería ser prioritaria de cara a garantizar la conservación de esta población en el futuro. De la misma forma, la gran importancia de los dormideros para la conservación de territorios en el periodo previo a la EHC, así como el hecho de que los dormideros situados en esta zona, tanto en cuanto a cantidad, como en cuanto a su tamaño, son muy relevantes en el ámbito peninsular (Donázar y cols. 1996, Tella y cols. 2000a, Grande y cols. 2004), indican que la toma de medidas concretas que favorezcan la permanencia de estos dormideros en el Valle del Ebro, debería ser prioritaria.

Finalmente, y después de haber hecho una extensa evaluación de los factores que afectan a la probabilidad de extinción de los territorios de alimoche, se han detectado una serie de factores que pueden ser modificados a través de manejo. Estas variables, sometidas a un análisis de partición jerárquico, indicaron un orden de prioridad distinto al obtenido cuando se tuvieron en cuenta todas las variables retenidas por los modelos de regresión logística. Sin embargo, este método permite ordenar las prioridades de conservación usando como criterio objetivo la contribución independiente de cada variable para explicar la variabilidad en los procesos de extinción. Esta herramienta estadística podría ayudar a los gestores de la naturaleza a utilizar los

fondos disponibles, normalmente escasos, de una forma más eficiente de cara a preservar poblaciones de especies amenazadas.



## **CAPÍTULO 2**



**Desestructuración de los parámetros demográficos  
de una población por la acción de factores  
antrópicos; la productividad y el veneno en la  
población de alimoche del Valle del Ebro**



**Desestructuración de los parámetros demográficos de una población por la acción de factores antrópicos; la productividad y el veneno en la población de alimoche del Valle del Ebro**

**INTRODUCCIÓN**

*Los conflictos entre predadores y humanos*

Los conflictos entre el hombre y la fauna salvaje, especialmente con los considerados como grandes predadores, son un problema recurrente que aparece siempre que los intereses económicos o la seguridad humana se ven afectadas. La intensidad y las consecuencias de dichos conflictos pueden variar enormemente dependiendo del marco político y socioeconómico donde se produzcan (ver por ej. Thirgood y cols. 2000, Graham y cols. 2005, Packer y cols. 2005). En Europa, estos conflictos adquieren gran importancia cuando afectan al ganado y las especies cinegéticas (Breitenmoser 1998, Villafuerte y cols. 1998, Thirgood y cols. 2000, Stahl y cols. 2001). En el caso concreto de la caza, que mueve fuertes sumas de dinero, los colectivos de cazadores tradicionalmente han percibido a los predadores como competidores que diezman una parte importante de los rendimientos de la caza. Por este motivo, su persecución, tanto legal como ilegal (Villafuerte y cols. 1998, Thirgood y cols. 2000, Valkama 2005) se ha llevado a cabo mediante veneno, lazos o ceños, que suelen ser muy poco selectivos y que como resultado provocan la muerte tanto de las especies a las que

están dirigidas como accidentalmente a otras especies (Ferrerías y cols. 1992, Villafuerte y cols. 1998, Whitfield y cols. 2004a). Entre los grupos de predadores más perseguidos se han situado tradicionalmente las aves rapaces, debido sobre todo a conflictos con los colectivos de cazadores (Bijleveld 1974, Garzón 1974, Valkama y cols. 2005). Esto provocó en tiempos recientes auténticas matanzas, así por ejemplo se calcula que sólo en España entre 1954 y 1961 se mataron más de 10,000 milanos (entre milanos negros -*Milvus migrans*- y reales -*M. milvus*-; Garzón 1974). De hecho la persecución ha sido el principal factor de extinción local para este grupo en gran parte del continente (Newton 1979, Hirzel y cols. 2004, Whitfield y cols. 2003).

La persecución humana, genera por lo tanto un gran impacto en la demografía de las especies de predadores (Newton 1979, 1998), afectando negativamente no sólo a la supervivencia sino también a la productividad de las poblaciones. Esto último, tanto directamente por la muerte de individuos reproductores (Etheridge y cols. 1997) como por la incorporación de individuos inmaduros o sin experiencia a la población reproductora (Nielsen y Drachmann 2003, Balbontín y cols. 2005, Carrete y cols. 2006a). Además, la persecución elevada en zonas concretas, puede generar una dinámica de fuente sumidero afectando a la viabilidad de las especies a una escala mucho mayor (Pulliam 1988, Etheridge y cols. 1997).

Son mucho menos evidentes los efectos que puede tener esta persecución sobre los procesos que regulan de modo natural a dichas poblaciones aunque cabría esperar que fueran muy importantes.



Posiblemente por este motivo, son poco comunes los estudios en que se abordan estos efectos (pero ver Etheridge y cols. 1997, Ferrer 2001, Whitfield y cols. 2004a, Carrete y cols. 2006a).

En la cuenca Mediterránea, una de las áreas con mayor biodiversidad del Paleártico Occidental, el conejo silvestre europeo (*Oryctolagus cuniculus*) es, debido a su tamaño y a su habilidad para mantener altísimas densidades incluso en presencia de poblaciones saludables de predadores (Angulo 2003), una pieza clave en la red trófica (Delibes y Hiraldo 1981). Esto es especialmente cierto en la Península Ibérica donde el conejo es la presa básica de al menos 29 especies de predadores (Delibes y Hiraldo 1981), entre ellos dos endemismos ibéricos que se han diferenciado de sus ancestros al especializarse en la predación sobre este lagomorfo (Ferrer y Negro 2004).

Las poblaciones europeas de conejo han sufrido repetidos embates por parte de dos enfermedades introducidas por el hombre: la mixomatosis, a partir de los años 50, y, más recientemente, la enfermedad hemorrágica del conejo (EHC), que han reducido drásticamente sus poblaciones (Angulo y Cooke 2002). Esta segunda enfermedad, que llegó a Europa a través del comercio de conejos domésticos (Angulo y Cooke 2002), irrumpió en España con fuerza a partir del año 1988 reduciendo las poblaciones silvestres de conejo entre un 50% y un 80%, provocando incluso extinciones locales (Villafuerte y cols. 1995). Esta caída ha tenido una fuerte repercusión en la gestión cinegética en este país, donde la caza es una actividad con

fuerte repercusión económica y social, y donde esta especie es una de las preferidas por los colectivos de cazadores (Villafuerte y cols. 1998). Así, este nuevo desplome de las poblaciones de conejo ha provocado un recrudecimiento del conflicto latente entre cazadores, predadores y presas, que se ha detectado sobre todo en un incremento generalizado en el uso ilegal de veneno para el control de predadores (Villafuerte y cols. 1998). Esta persecución ha provocado un descenso marcado en varias especies de aves de presa protegidas, como el alimoche (*Neophron percnopterus*), el milano real, el milano negro o el águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*; Viñuela y cols. 1999, Blanco y Montoya 2004, Blanco y Viñuela 2004, González y Oria 2004, Capítulo 1) por lo que se ha convertido en un problema de conservación de primera magnitud.

Además del efecto de la persecución, la drástica reducción en las poblaciones de conejo ha provocado en algunas poblaciones de predadores cambios en la dieta (respuesta funcional; Fernández 1993) y/o disminución en la productividad y en la tasa de ocupación de territorios (respuesta numérica; Fernández 1993, Villafuerte y cols. 1996, Martínez y Zuberogoitia 2001).

#### *Factores naturales que afectan a la regulación de poblaciones*

Si bien es sabido que la supervivencia de los individuos, especialmente la de los adultos reproductores, es el factor más determinante en la dinámica poblacional de las aves longevas (Lebreton y Clobert 1991, Stearns 1992), la productividad puede jugar un papel

muy importante en determinadas ocasiones. Así por ejemplo, el continuado fracaso reproductor producido por la reducción en el grosor de las cáscaras de los huevos, debido a la acumulación de DDT, fue responsable de una parte del marcado declive sufrido por muchas especies de rapaces en los años 50-60 en amplias zonas de Europa y Norteamérica (ver revisión en Newton 1979). Además, la capacidad de recuperación de estas especies puede variar de forma importante en función de los factores que afecten a su productividad (Newton 1989), por lo que es fundamental entender cuáles son los factores que limitan y modulan este parámetro (Newton 1979, 1998).

La productividad de una población depende en gran medida de factores ambientales entre los que sin duda, la disponibilidad de recursos y la predación juegan un papel decisivo (Lack 1954, Newton 1979, 1998, Redpath y Thirgood 1999). Sin embargo, y dependiendo de las especies, los mecanismos de regulación intrapoblacional (denso-dependencia; Rodenhouse y cols. 1997) y la variabilidad de los individuos (edad, experiencia reproductora, etc.; Forslund y Pärt 1995, Espie y cols. 2000) pueden jugar un rol fundamental.

### *Impacto de la persecución humana sobre estos factores*

Estos condicionantes naturales de la productividad pueden verse profundamente alterados en presencia de persecución humana (ya sea ésta directa o indirecta; Newton 1979, 1998, Etheridge y cols. 1997). Así por ejemplo, la reducción de las densidades poblacionales puede dar

lugar a que se relajen los fenómenos de densodependencia que habitualmente regulan los parámetros demográficos en poblaciones estables de especies de larga vida, incrementándose la productividad de la población (Rodenhouse y cols. 1997, Newton 1998). Por el contrario, si la mortalidad por persecución afecta preferentemente a la fracción reproductora, la productividad se vería afectada negativamente, especialmente en especies longevas donde la experiencia reproductiva puede jugar un papel importante en la productividad (Cam y Monnat 2000, Carrete y cols. 2006a).

Desde el punto de vista del hábitat, la persecución puede provocar la aparición de auténticas trampas ecológicas (Delibes y cols. 2001, Battin 2004) si se concentra en hábitats de calidad (con alta disponibilidad de presas y de zonas de cría), provocando un divorcio entre los hábitats supuestamente óptimos y la productividad (Etheridge y cols. 1997, Seoane y cols. 2003, Blanco y Montoya 2004).

### *Marco del estudio y predicciones*

En este trabajo, utilizando la información acumulada a lo largo de más de 20 años de seguimiento, se han analizado los efectos de la irrupción de la EHC en la dieta, la productividad, y los factores que regulan a ésta, en una población de alimoches en declive.

La población de alimoche del Valle del Ebro ha sido controlada de forma intensiva desde principios de los años 80 hasta 2005 experimentando un claro declive durante dicho periodo, pasando de

cerca de 200 parejas reproductoras a algo menos de un centenar (capítulo 1). Hasta la llegada de la EHC, la principal presa de esta especie en el Valle del Ebro era el conejo, llegando a componer más del 80-90% de las presas en algunos territorios de las Bardenas Reales o Monegros (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1991). Tras la irrupción de la epizootia en la zona de estudio en 1989, las poblaciones de conejo se redujeron, al igual que en otras zonas de Iberia, en más de un 90% (Villafuerte y cols. 1995).

1) Sería esperable encontrar en esta especie una respuesta funcional en la dieta en relación a la disponibilidad de conejo tras la irrupción de la EHC (disminución de consumo de conejo e incremento en la diversidad trófica).

2) En un predador especialista, en caso de que esta respuesta funcional no consiguiera compensar la reducción en disponibilidad de alimento, debería darse además una respuesta numérica (disminución de la productividad, del número de territorios ocupados, de la supervivencia, etc.). Sin embargo, el alimoche no es un predador propiamente dicho, sino un carroñero oportunista con una gran plasticidad en la dieta (Donázar 1993), por lo que sería esperable no encontrar una respuesta numérica en esta especie.

3) Dado que el alimoche es muy dependiente de la disponibilidad de cadáveres de presas pequeñas y medianas (Donázar 1993), es esperable que la productividad sea mayor en territorios inmersos en áreas con hábitats heterogéneos, diversos, con importantes parches de cobertura

natural (Donald y cols. 2001, Angulo 2003), aunque nuevamente debido a su oportunismo, una mayor disponibilidad de fuentes de alimentación de origen antrópico (muladares, basureros, etc.; Donázar 1993, Blanco y Montoya 2004) debería tener el mismo efecto.

4) Teniendo en cuenta que esta especie es longeva y territorial, es esperable que la productividad de la población esté modulada por factores ligados a la calidad individual (tales como la edad y/o la experiencia reproductiva; Forslund y Pärt 1995, Espie y cols. 2000) y a la estructura espacial de la población (densodependencia; Rodenhouse y cols. 1997).

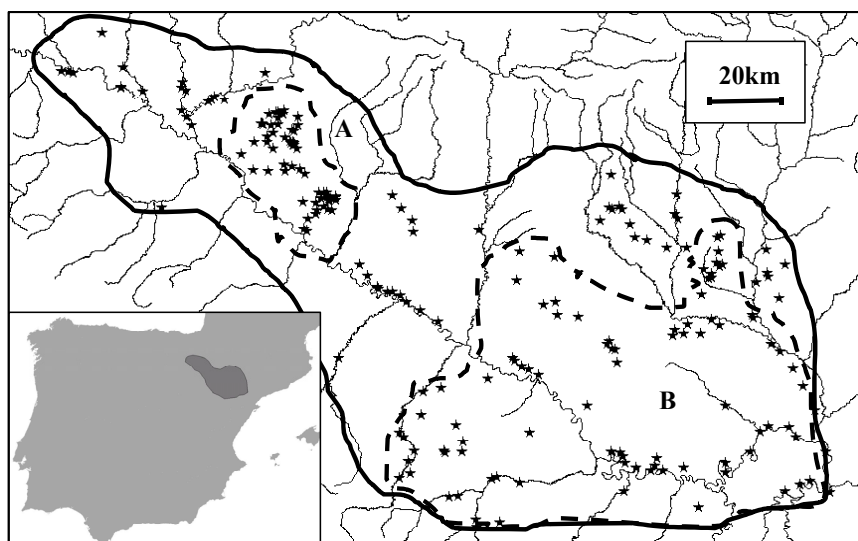
5) En presencia de persecución humana es esperable una menor productividad en territorios con alto grado de humanización y en áreas con un elevado uso de veneno (Newton 1979, Etheridge y cols. 1997). Si el efecto de la persecución es muy intenso, sería esperable además, que la persecución altere el efecto de los factores ligados a la regulación natural de la productividad, tanto en el ámbito del hábitat, como de estructura de la población y de características individuales (Newton 1979, Etheridge y cols. 1997, Seoane y cols. 2003).

## **MÉTODOS**

### *Área de estudio*

El trabajo de campo se realizó en el tramo aragonés, navarro y riojano del valle del Ebro (ver Figura 1), que abarca una superficie aproximada de 19.000km<sup>2</sup>. Este área está limitada al norte por las

faldas de la Sierra de Guara en Huesca, y las estribaciones de las Sierras de Luna, Luesia, San Pedro y Peña en Zaragoza y Navarra. Al



**Figura 1.** Área de estudio en el valle medio del Ebro. Las estrellas representan los territorios ocupados al menos una vez entre 1979 y 2005. **A** Bardenas Reales, **B** Monegros.

este y noreste está limitada por los cursos del río Cinca y el bajo curso del Ebro y Matarraña. Las estribaciones del Sistema Ibérico conforman el límite sur de la región mientras que el extremo noroeste se sitúa en la comarca de la Ribera de Navarra, limitada al norte por las Sierras de la Zona Media (ver Campión 2004).

### *Población estudiada*

La población de alimoche estudiada agrupa a todas las parejas territoriales y los dormideros comunales de la especie, situadas en la depresión del Ebro en sentido amplio. Si bien esta población no se encuentra aislada del resto de la población ibérica, se halla en un

contexto fisiogeográfico claramente distinto a las montañosas poblaciones vecinas. El Valle del Ebro es una zona relativamente llana con un paisaje con claro predominio de cultivos extensivos, intercalados con zonas de vegetación natural (matorral, bosque mediterráneo, y zonas esteparias) y zonas de cultivo intensivo de regadío en las márgenes de los ríos. Si bien la población puede considerarse continua dentro de los límites del Valle, hasta la segunda mitad de los 90, la productividad se monitoreó en dos zonas concretas separadas entre sí, las Bardenas Reales (**A** en Fig. 1) en la zona occidental del Valle y Monegros en la zona oriental (**B** en Fig. 1). A partir de ese año la zona de estudio se fue ampliando hasta abarcar el área total determinada en la Figura 1. Si bien ambas zonas presentan un paisaje similar, presentan diferencias claras en cuanto a la estructura social de las poblaciones de alimoche que las ocupan. La densidad de territorios en las Bardenas ha sido tradicionalmente una de las más altas de la península (Donázar 1985), así por ejemplo, en 1988 la mediana del aislamiento de los territorios en Bardenas era 0.356 frente a 0.086 en Monegros y la mediana de la distancia al territorio ocupado más cercano en Bardenas era 1421.27m frente a 2662.7m en Monegros. De igual manera la posición relativa de los territorios con respecto a los grandes dormideros de la especie difiere entre ambas poblaciones estando la población de las Bardenas mucho más próxima a estos dormideros (mediana de la distancia al dormidero grande -ocupado de forma regular por más de 30 individuos- más cercano en Bardenas 36.61km frente a 53.07km en Monegros).



### *Trabajo de campo*

Todos los territorios conocidos de la especie han sido visitados al menos dos veces. La primera visita para detectar la presencia de la especie y las posteriores para registrar si se producía puesta o no, y para registrar la productividad (0, 1 o 2 pollos). Además en cada visita se procuró observar si los adultos reproductores portaban anillas o no.

Desde 1986 se ha procedido anualmente al marcaje del máximo número de pollos posibles con anillas metálicas y desde 1987 con anillas de plástico con un código alfanumérico que permite su identificación individual mediante lectura a distancia con un telescopio, sin necesidad de molestar o volver a recapturar al ave. Tanto si había pollos como si no, cada año se accedió al máximo número de nidos posible para recoger los restos de alimentación. Además de los pollos, en 1987, 1993-97, 2000-04, se han capturado y marcado un número variable de individuos inmaduros y adultos en los dormideros comunales o en las cercanías de territorios. Estos marcajes han permitido mantener una fracción importante de la población marcada en algunas zonas y disponer de un historial de los individuos de cara a testar aspectos de la reproducción ligados al individuo.

### *Caracterización de la dieta, respuesta funcional y numérica*

Para analizar la respuesta funcional del alimoche frente a la disminución del conejo, se ha comparado el consumo de conejo

(proporción media de conejo en la dieta) y la diversidad trófica (medida con el índice de Shannon-Weaver) tres años antes y tres años después de la entrada de la enfermedad. Este análisis se ha restringido a este periodo porque se dispone de poca información previa de dieta más allá de esos tres años y además para evitar oscurecer estos resultados con los fracasos reproductivos debidos al uso de veneno que se incrementó de forma acusada en la zona de estudio a partir de 1992-93 (Tella y cols. 2000a). Para este análisis se cuenta con información de dieta de quince nidos en el área de Monegros, en la zona oriental del Valle. De cara a identificar una respuesta numérica en la productividad a la entrada de la EHC, se ha comparado la productividad media de tres años antes y tres años después en los mismos territorios.

La caracterización de la dieta para estos análisis se realizó a partir de los restos de presas recogidos en el nido o bajo ellos. Este método presenta sesgos evidentes ya que los excrementos, vísceras y trozos de carne que no contienen huesos pueden desaparecer sin dejar rastro (Margalida y Beltrán 2005). Además, la forma del nido, o incluso los hábitos de la pareja pueden determinar que en un territorio se acumulen más o menos restos. Sin embargo, este método permite comparar de forma aproximada los restos de un mismo territorio a lo largo del tiempo y, además, es el que se ha utilizado tradicionalmente con esta especie por lo que permite comparaciones generales con trabajos anteriores (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1991). Para las presas naturales, se ha considerado el número mínimo de individuos mientras que para el ganado se ha considerado cada resto como una

presa, lo que permite calcular la contribución de la ganadería de un modo más aproximado que el conteo de unidades mínimas de ganado presentes (Donázar y Ceballos 1988a).

### *Evaluación de factores que regulan la productividad*

Cada evento reproductor ha sido caracterizado por una serie de variables que se detallan a continuación (ver también Tabla 1).

#### *1- Variables ligadas al territorio*

##### *Hábitat*

Para analizar el posible efecto que pueden tener las distintas características del hábitat en la productividad del alimoche, se han medido una serie de variables relacionadas con los usos de suelo y el relieve, la estructura del paisaje y la disponibilidad de comida (Tabla 1) en un radio de 8 km en torno al nido (en aquellos territorios con más de un nido el radio se midió en torno al punto central del polígono delimitado por todos los nidos conocidos), que se correspondería con el área de campeo de esta especie de acuerdo a datos de radioseguimiento de alimoches territoriales en el sur de España (Donázar, com. pers.).

##### *Relieve, usos del suelo y estructura del paisaje.*

Las variables de relieve se obtuvieron de un modelo de elevación digital del terreno con resolución espacial de 100m.

**Tabla 1.** Variables ligadas al territorio utilizadas para analizar el éxito reproductor del alimoche en el valle del Ebro en el periodo 1979-2005.

Variable	Descripción
<b>a) HÁBITAT</b>	
Relieve y Usos del suelo	
COR	Altura de cortado categórica (0 nidos bajos de menos de 2-3 ms accesibles, 1 de 3-30 ms y 2 de más de 30 m)
SLO	Pendiente media (en grados)
IRR	Índice de irregularidad, medido como la desviación estandar de la pendiente dentro de área de campeo (en grados)
EAG	Proporción del área de campeo ocupada por cultivos extensivos (cereales, almendros, olivos, ...)
IAG	Proporción del área de campeo ocupada por agricultura intensiva (hortalizas, frutales, maíz...)
NAT	Proporción del área de campeo ocupada por vegetación natural (estepas, matorral, bosques...)
Estructura del paisaje	
NPA	Número de parcelas de hábitat en el área de campeo
RIC	Número de variedades de uso del suelo en el área de campeo
EDG	Longitud total de bordes de parcela (márgenes) en el área de campeo (en km)
DIV	Diversidad de hábitats en el área de campeo medido utilizando el índice de Shannon-Weaver ( $-\sum p_i \log p_i$ )
Disponibilidad de comida	
NDVI	Índice de producción primaria entre otoño y primavera previos a la reproducción.
RAB	Abundancia de conejos (alta/baja)
DMU	Distancia al muladar más cercano (en km)
<b>b) PRESENCIA DE COESPECÍFICOS</b>	
DOT	Distancia al territorio ocupado de alimoche más cercano (en km)
SOT	Aislamiento del territorio con respecto al resto de territorios de la especie ocupados en el área de estudio
DRS	Distancia al dormidero comunal de coespecíficos mas cercano (en km)
SRS	Aislamiento del territorio con respecto a los distintos dormideros comunales del área de estudio y zonas aledañas
<b>c) PRESIÓN HUMANA</b>	
DP	Distancia al pueblo habitado más cercano (en km)
DI	Población humana en habitantes en el área de campeo
URB	Proporción del área de campeo ocupada por zonas urbanas
POIc*	Número de animales envenenados corrigiendo por la superficie de cada municipio dentro del área de campeo
<b>d) CALIDAD DEL TERRITORIO</b>	
OCU	Tasa de ocupación, proporción de ocupación en años (años ocupados/años de control)
PRE	Eventos de predación registrados en el territorio (si/no)

Complementariamente, y como la altura del cortado de cría puede ser importante para determinar la susceptibilidad de un territorio a posibles molestias o predación, se han dividido los cortados de cría en tres categorías, bajos (2-3 metros), medios (de 3 a aproximadamente 30 metros) y altos (de más de 30 metros). Las proporciones de los distintos tipos de uso del suelo, así como las variables descriptoras de la estructura del paisaje, se obtuvieron del CORINE land-use/land-cover database (CEC 1991, 1999), un mapa general de cobertura de Europa que ha demostrado ser adecuado para construir modelos generales de distribución de aves (Seoane y cols. 2003). Se han incluido los valores obtenidos del CORINE de 1991 en los datos de productividad entre 1979 y 1991 y los correspondientes al CORINE de 1999 a los datos entre 1992 y 2005.

#### *Disponibilidad de alimento.*

Como variables de disponibilidad de alimento se ha utilizado en primer lugar el índice normalizado de diferencias de vegetación (NDVI; Rouse y cols. 1973) medio de cada área de campeo promediando los valores de septiembre a junio de cada año. Este índice, extraído de las imágenes obtenidas con el sensor AVHRR de los satélites del NOAA (resolución espacial de 1 km<sup>2</sup>), puede ser un evaluador indirecto de la disponibilidad de presas salvajes (Todd y cols. 2002, Schaub y cols. 2005).

Se ha evaluado la disponibilidad de conejo en cada territorio (0 baja, 1 alta) antes y después de la irrupción de la EHC. Para obtener los

datos previos a la irrupción de la EHC, se utilizó un modelo predictivo que estima la densidad de conejo en los municipios en función de la cantidad de hábitat óptimo para esta especie (km de ecotono). La determinación de estas zonas se obtuvo a partir de muestreos de densidades de excrementos en 280 estaciones de muestreo repartidas en 16 grupos por la provincia de Zaragoza (Calvete y Estrada 2002).

Para determinar los valores posteriores a la entrada de la EHC, se han utilizado conteos de excrementos de conejo de las provincias de Huesca, Zaragoza y Teruel (197 áreas de muestreo; C. Calvete y cols. 2004) e índices kilométricos de abundancia (IKA) obtenidos por la guardería de Bardenas y la Ribera Navarra (A. Urmeneta com. per.). Aunque estas dos técnicas de muestreo son distintas, sus resultados están muy correlacionados (Calvete com. pers.). Debido a que la valoración de la disponibilidad de conejo en los dos periodos se ha hecho en base a métodos distintos, de cara a obtener valores comparables se han estandarizado los valores en ambos periodos en función de los valores para el municipio de Pina de Ebro, ya que de acuerdo a los naturalistas de la zona las densidades actuales en dicho municipio son comparables a las existentes en el periodo previo a la EHC (Carlos Calvete com. pers.). De esta manera, se le ha asignado a cada territorio un valor antes y otro después de la irrupción de la enfermedad en función de si sus valores estaban por encima o por debajo de la media total. Estos valores fueron consultados con naturalistas y biólogos de la zona para ver si eran coherentes con sus apreciaciones personales.

Por último, como tercer indicador de la disponibilidad de alimento, se ha incluido la distancia del territorio al muladar más cercano.

### *Presencia de coespecíficos*

Para testar los efectos de la presencia de coespecíficos en la productividad, se ha incluido en el análisis la distancia linear al territorio ocupado más cercano ( $nnd_i$ ) así como un índice de aislamiento ( $S_i$ ) que describe la posición relativa de un territorio en relación con la distribución espacial de los otros (Carrete y cols. 2006a). Este índice, calculado con una versión modificada de la fórmula clásica de metapoblaciones, se calcula como  $S_i = \sum \exp(-d_{ij})$  (con  $i \neq j$ ), donde  $d_{ij}$  es la distancia linear entre los territorios  $i$  y  $j$ . Por tanto, mientras  $nnd_i$  podría reflejar interacciones directas entre vecinos,  $S_i$  describe el ambiente social donde se encuentra inmerso un territorio (Carrete y cols. 2006a).

### *Presión humana*

Las rapaces son, a menudo, muy sensibles a las actividades humanas alrededor de sus áreas de cría (Newton 1979). Como medida de presencia y actividad humana se han utilizado la densidad de habitantes en la zona de campeo, la distancia del nido al núcleo urbano más cercano, y la proporción del área de campeo ocupada por zonas urbanas.

Obtener datos de calidad sobre la incidencia real del uso de veneno es extremadamente difícil ya que se trata de una actividad ilegal

(Whitfield y cols. 2003; Blanco y Montoya 2004). Sin embargo, aunque la información no sea precisa, el registro de animales o cebos envenenados puede dar una idea aproximada de su importancia a nivel espacial (Blanco y Montoya 2004). Por lo tanto, y teniendo en cuenta sus limitaciones, se han utilizado como medida de uso de veneno el número de animales envenenados encontrados dentro del área de campeo de cada pareja. Como la información de la que se dispone está referida a términos municipales, se ha corregido el número de casos por el área de cada municipio incluida en cada área de campeo.

Los datos de envenenamiento proceden de cruzar información de cuatro fuentes diferentes, el programa ANTÍDOTO, una campaña nacional coordinada por WWF-ADENA (World Wild Life-Asociación para la Defensa de la Naturaleza) para centralizar toda la información referente a este tipo de casos, información recopilada en el Centro de Recuperación de Fauna de la Alfranca dependiente de la Diputación General de Aragón (DGA), por agentes forestales de Navarra y La Rioja, y por último, de datos recopilados por nosotros mismos.

Dado que la calidad y la cantidad de la información referente al uso de veneno ha cambiado mucho a lo largo de los años, incrementándose a medida que las administraciones y parte de la población han ido tomando conciencia de la magnitud del problema (Couto y cols. 2005), dicha información no parece ser útil de cara a realizar análisis temporales (ver por ejemplo Capítulo 4). Por lo tanto se ha incluido un valor puntual y constante de veneno en cada territorio de cara a obtener una relación entre la productividad y la incidencia



acumulada del veneno en cada uno. Esta variable ha sido incluida para analizar la productividad sólo a partir de 1990, periodo para el cual se dispone de información.

### *Calidad del territorio*

Como primera variable para medir la calidad del territorio se ha utilizado la tasa de ocupación de los territorios (años ocupación/años de control), tradicionalmente propuesta como un buen indicador de la calidad (Sergio y Newton 2003).

Aunque, en general, la incidencia de la predación parece ser baja en esta especie, podría ser importante de cara a determinar la productividad de algunos territorios concretos especialmente accesibles a mamíferos predadores como el zorro *Vulpes vulpes* o cercanos a territorios de búho real *Bubo bubo*. Por lo tanto, se han clasificado los territorios como propensos (1) o no (0) a la predación en función de si han sufrido o no un evento de predación a lo largo de los años en que han sido monitoreados.

## *2- Variables ligadas a las características de los individuos reproductores*

En especies de larga vida se ha demostrado en repetidas ocasiones que distintos factores individuales pueden modular la productividad (Forslund y Pärt 1995, Espie y cols. 2000). Cuando se conocía, se incluyó la edad y el sexo del individuo, así como la experiencia como reproductor, es decir, el número de años que ha

intentado reproducirse con anterioridad, y la experiencia mínima, para aquellos individuos que fueron capturados ya como reproductores (se desconoce cuántos años previos de experiencia tenían).

### *Análisis estadísticos*

El análisis de la respuesta funcional y numérica de la población de alimoche del Valle del Ebro al cambio en la disponibilidad de conejo tras la irrupción de la EHC se realizó mediante test pareados, comparando la proporción de conejo en la dieta, la diversidad de la dieta y la productividad tres años antes y tres años después obtenidos de quince territorios de Monegros (zona oriental del área de estudio).

Para determinar el efecto de los factores considerados sobre la productividad se han utilizado Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM, McCulloch y Searle 2000), ya que permiten incluir en el análisis factores aleatorios (como el año) para corregir, en parte, la no independencia de los datos. Se realizó un análisis por pasos hacia adelante, utilizando como función de enlace la logarítmica y como distribución de error la distribución de Poisson. Como variable respuesta se ha utilizado la productividad tal como ha sido arriba descrita (0, 1 o 2 pollos).

En primera instancia se ha realizado un modelo incluyendo el año como factor aleatorio y el territorio como factor fijo de cara a testar la existencia de heterogeneidad entre territorios en la población (Carrete y cols. 2006a). Como se partía de la premisa de que la EHC y el conflicto

que ha generado entre predadores y cazadores han alterado los condicionantes a los que respondía la productividad en esta especie, se han realizado dos análisis parciales: uno para el periodo 1979-1988, previo a la irrupción de la EHC, y otro para el periodo 1989-2005. Dentro de cada periodo se han realizado dos análisis: uno con todos los datos y otro excluyendo los casos de fracaso debidos a la muerte de los adultos por persecución (fundamentalmente envenenamiento), de cara a intentar extraer cuáles son las variables puramente ambientales que determinan la productividad en esta especie. Teniendo en cuenta que toda la información disponible parece apuntar al veneno como principal causa de extinción de territorios (Capítulo 1), de cara a ser conservadores, se ha considerado que si un territorio fracasa, y al año siguiente se extingue, la causa más probable de este fracaso sería la muerte de los adultos por envenenamiento, por lo que también se han excluido estos fracasos en este segundo análisis.

Por último, para analizar el posible efecto de las variables individuales de los adultos reproductores en la productividad, se ha realizado otro GLMM, incluyendo como factores aleatorios el individuo, el año y el territorio. Nuevamente se ha realizado el análisis por duplicado, en el primero se incluyeron todos los datos de productividad mientras que en el segundo se han excluido los fracasos debidos presumiblemente a persecución (ver arriba). Hay que mencionar que el grueso de este análisis corresponde al periodo posterior a la irrupción de la EHC (tan solo hay tres eventos de reproducción realizados por un

individuo marcado previos al año 1989, realizados además por un mismo individuo).

Los modelos lineales generalizados se han elaborado con el Macro GLIMMIX para SAS 8.0 (Littell y cols. 1996).

## **RESULTADOS**

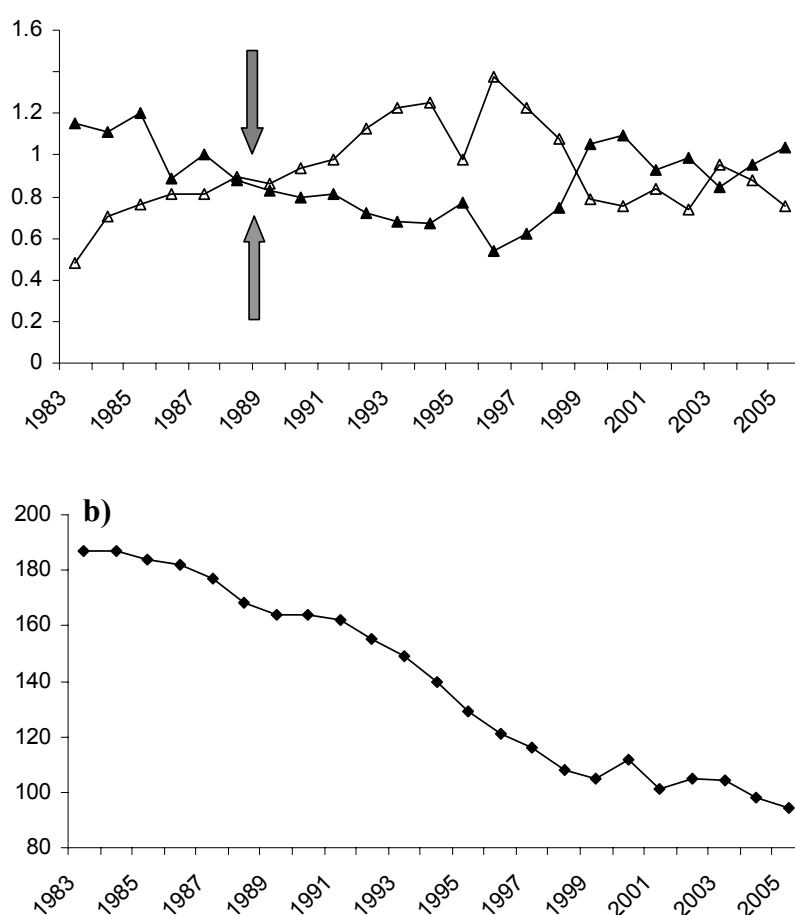
### *Variación temporal de la productividad en el área de estudio durante el periodo 1979-2005*

A partir de 1986 se dispone de un amplio tamaño muestral con información referente a una media de 70 territorios por año (rango: 35-97) que cubre de forma extensiva gran parte del área de estudio. La información previa al año 1986 debe ser considerada con algo más de cautela ya que únicamente se cuenta con datos de entre 9 y 13 territorios por año para el periodo 1983-85 y apenas 2-3 por año para el periodo 1979-1982, siendo además esta información restringida a la zona oriental del valle del Ebro (Monegros).

Considerando el periodo 1986-2005 la productividad media de la población de alimoche del Valle del Ebro ha sido de 0.84 pollos por pareja reproductora. Sin embargo, ha variado ampliamente entre años con valores extremos de 0.5 y 1.09 (aunque en Monegros se han alcanzado productividades de 1.2; Fig. 2, Grande y cols. 2004) El valor medio para el periodo previo a la entrada de la EHC fue de  $0.92 \pm 0.0567$  y para el periodo posterior (hasta el año 2005) de  $0.83 \pm 0.161$ .

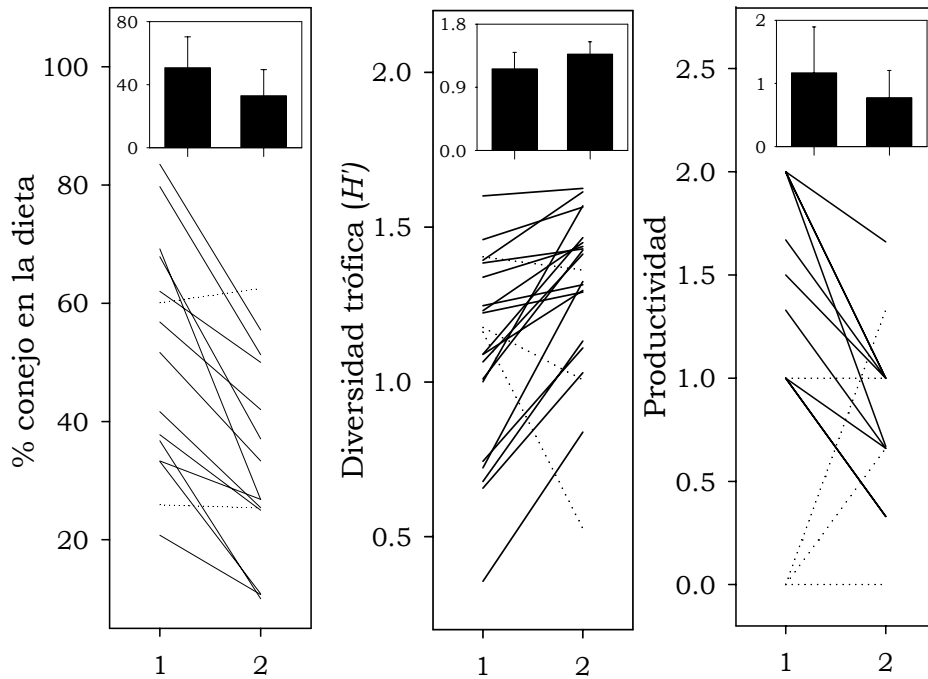
### Respuesta funcional y numérica al declive del conejo

Los datos referentes a los quince territorios de alimoche de Monegros, en la zona oriental del valle del Ebro, indican un brusco declive en el porcentaje de conejo presente en la dieta tras la entrada de la EHC ( $t = 5.7$ , g.l. = 14,  $p < 0.001$ ; Fig. 3), a la vez que se incrementa de forma muy significativa la diversidad de presas llevada al nido por los alimoches ( $t = -3.92$ , g.l. = 14,  $p = 0.002$ ; Fig. 3). Paralelamente a esta respuesta funcional, se detectó un declive importante en la productividad ( $t = 2.24$ , g.l. = 14,  $p = 0.042$ ; Fig. 3) indicando también



**Figura 2.** Éxito reproductor (a) y número de territorios ocupados (b) de la población de alimoche del Valle Medio del Ebro entre los años 1983 y 2005. Los triángulos rellenos indican los valores medios y los vacíos el coeficiente de variación (C.V.). Las flechas grises en (a) indican la irrupción de la EHC.

una respuesta numérica de la especie frente al descenso en la disponibilidad de su presa principal.



**Figura 3.** a) Porcentaje de conejo en la dieta, b) diversidad trófica ( $H'$ ) y c) productividad en quince territorios de alimoche de la zona oriental del valle medio del Ebro antes (1) y después (2) de la irrupción de la EHC. Las líneas de puntos indican los territorios que no se comportan en el sentido esperado.

Para el resto de territorios del valle del Ebro no ha sido posible un análisis tan detallado debido a la falta de información. No obstante, si se compara la proporción media de conejo en la dieta de los territorios de las Bardenas Reales para el periodo 1983-85 (aproximadamente un 60%; Donázar y Ceballos 1988a) con la obtenida para el periodo inmediatamente posterior (datos de 1989, 1991-1993; media = 20.57%),

también se aprecia la existencia de un marcado declive en el consumo de conejo en esa zona. Los datos no permiten evaluar que ocurrió con la diversidad, aunque posiblemente sucediera algo similar a lo ocurrido en Monegros. Sin embargo, al comparar la productividad en los territorios de Bardenas tres años antes y tres años después de la EHC, la productividad no varió significativamente ( $t = -4.53$ , g.l. = 30,  $p = 0.654$ ) aunque fue menor en el periodo posterior a la entrada de la EHC ( $0.7 \pm 0.086$  en el periodo previo a la EHC y  $0.66 \pm 0.2$  en el periodo posterior).

### *Factores que regulan la productividad*

De cara a testar la presencia de heterogeneidad entre los territorios se comenzó el análisis comprobando cual fue la contribución del territorio a la variabilidad en la productividad para todo el periodo. Los GLMM obtenidos incluyendo únicamente territorio como factor fijo y año como factor aleatorio explicaron un 14.9 y un 16.1% de la *deviance*. El territorio fue muy significativo tanto al incluir todos los casos ( $F_{84, 1008} = 2.05$ ,  $p < 0.0001$ ) como al excluir los fracasos asociados con la muerte de los adultos reproductores ( $F_{84, 964} = 2.21$ ,  $p < 0.0001$ ). En ambos procesos de modelado el año fue no significativo ( $z = 0.56$ ,  $p = 0.289$  con todos los datos;  $z = 0.59$ ,  $p = 0.277$  excluyendo casos de mortalidad.)

Luego de fijar año y territorio como factores aleatorios para controlar por la no independencia de los datos, se procedió a evaluar el potencial efecto de las otras variables en la productividad para los dos

periodos, antes y después de la EHC. Ninguna de las variables testadas generó un modelo que explicara más variabilidad que el modelo que contenía únicamente año y territorio como factores aleatorios. Por ello, se rehicieron los análisis incluyendo únicamente el año como factor aleatorio de cara a intentar determinar qué parte de la variación que explica el factor territorio puede ser debida a las características del hábitat, la presencia de coespecíficos, la presión humana o la calidad del territorio (ver Tabla 1).

Las variables retenidas como significativas en el análisis del periodo previo a la aparición de la EHC (1979-1988) indican que la productividad fue mayor en las zonas con una menor densidad de territorios ocupados (SOT) y en territorios más cercanos a núcleos urbanos (DP) y muladares (DMU; Tabla 2a). Un modelo alternativo sugirió un papel importante de la riqueza de tipos de hábitats (RIC; Tabla 2b). Estos modelos explicaron, en ambos casos, aproximadamente un 8 % de la *deviance*.

Para el periodo posterior a la llegada de la EHC (1989-2005) la variable que más explicó los cambios en la productividad del alimoche fue el veneno (POIc) con un efecto claramente negativo. También fue menor la productividad en aquellos territorios susceptibles a la predación (PRED), y más alejados de núcleos urbanos (DP) y muladares (DMU), mientras que la productividad fue mayor en aquellos territorios con una mayor tasa de ocupación (OCU; Tabla 3).



**Tabla 2.** Variables retenidas como significativas en el Modelo Lineal Generalizado Mixto para el análisis de la productividad del alimoche en el valle medio del Ebro en el periodo previo a la irrupción de la EHC (1979-1988).

El año fue incluido en el modelo como un factor aleatorio ( $z < 0$ ,  $p = 1$ ).

a)	Estimate	SE	df	F	p	Dev
Intercepto	0.2437	0.1016				8.13%
DMU	-0.2127	0.0733	177	8.43	0.0042	
SOT	-0.3096	0.1125	177	7.58	0.0065	
DP	-0.00004	0.00002	177	4.99	0.0267	
b)	Estimate	SE	df	F	p	Dev
Intercepto	-1.8638	0.8182				7.51%
DMU	-0.2091	0.073	176	8.29	0.0045	
SOT	-0.328	0.1143	176	8.23	0.0046	
RIC	0.3282	0.1412	176	5.4	0.0212	
RIC2	-0.0129	0.0058	176	4.92	0.0279	

**Tabla 3.** Variables retenidas como significativas en el Modelo Lineal Generalizado Mixto para el análisis de la productividad de los alimoches del valle medio del Ebro en el periodo posterior a la irrupción de la EHC (1989-2005).

El año fue incluido en el modelo como un factor aleatorio ( $z < 0$ ,  $p = 1$ ).

	Estimate	SE	df	F	p	dev
Intercepto	-0.6944	0.1852				6.30%
POIc	-0.0088	0.0023	1064	14.75	0.0001	
PRE	0.2074	0.0915	1064	5.14	0.0236	
DP	-0.00003	9.27E-06	1064	12.88	0.0003	
OCU	0.6498	0.1734	1064	14.04	0.0002	
DMU	-0.0702	0.0313	1064	5.03	0.0251	

Al excluir de este análisis los casos de fracaso en la reproducción debidos a mortalidad no natural (ver métodos), el veneno sigue siendo la variable que más variación explica. Este nuevo modelo incluye además la predación, la diversidad de las manchas de hábitat (DIV), la

cobertura de cultivos extensivos (EAG; relación cuadrática) e intensivos (IAG), la cobertura de vegetación natural (NAT) y la tasa de ocupación (Tabla 4).

*Factores individuales que afectan a la productividad*

Al analizar la productividad en función de las variables que evaluaban las características individuales de los alimoches reproductores, controlando por el territorio ( $z = 1.8$ ,  $p = 0.036$ ), el año

**Tabla 4.** Variables retenidas como significativas en el Modelo Lineal Generalizado Mixto para el análisis de la productividad de los alimoches del valle medio del Ebro en el periodo posterior a la irrupción de la EHC (1989-2005). Se excluyen los fracasos reproductivos asociados con mortalidad no natural de los adultos reproductores.

El año fue incluido en el modelo como variable aleatoria.

	Estimate	SE	df	F	p	dev
Intercepto	-2.724	0.4106				7.64%
POIc	-0.0067	0.0023	993	8.76	0.0032	
PRE	0.2041	0.0869	993	5.52	0.019	
DIV	0.1223	0.0357	993	12.51	0.0004	
EAG	3.7117	0.7328	993	25.66	<0.0001	
EAG2	-2.5046	0.7662	993	10.69	0.0011	
IAG	1.649	0.3229	993	26.07	<0.0001	
NAT	1.9156	0.4235	993	20.46	<0.0001	
OCU	0.3841	0.1695	993	5.14	0.0237	

( $z = 1.11$ ,  $p = 1.336$ ) y el individuo ( $z < 0$ ,  $p = 1$ ), no se detectaron contribuciones significativas de ninguna variable. Sin embargo, al excluir los fracasos reproductores debidos a mortalidad no natural de los adultos se detectó la incorporación significativa de la variable que

cuantificaba la experiencia previa del individuo como reproductor (Tabla 5). Este modelo, a pesar de su simplicidad explicó el 10.6% de la *deviance* inicial.

**Tabla 5.** Variable retenida como significativa en el Modelo General Mixto para analizar la productividad en función de las características individuales de los reproductores (año, territorio e individuo) excluyendo los casos de fracaso debidos a mortalidad no natural de adultos reproductores.

	Estimate	SE	df	F	p	dev
Intercepto	-0.5314	0.1968				10.65%
EXP	0.1228	0.0552	35	4.96	0.0325	

## DISCUSIÓN

La productividad en la población de alimoche del valle del Ebro poseía unos valores normales para la especie hasta la llegada de la enfermedad hemorrágica del conejo (rango publicado para la especie 0.49-1.06, Donázar y cols. 2002; 0.88 en Segovia entre 1986-1988, Fernández 1994; 0.86 en Cádiz 2000-2003, Donázar y cols. 2003; 0.88 toda la península 2000, del Moral y Martí 2002). A partir de este momento comienza un declive en la productividad que se agudiza entre 1992 y 1998. El elevado coeficiente de variación de la productividad en ese periodo, más que un descenso homogéneo en este parámetro debido a la pérdida de calidad de los territorios por la escasez de conejo, indica un incremento marcado en la heterogeneidad entre territorios (Ferrer y

Donázar 1996, Sergio y Newton 2003, Carrete y cols. 2006a). El hecho de que este descenso en la productividad coincida con el periodo de máximo declive en el número de territorios ocupados, sugiere que al igual que ocurre en otras especies de rapaces sometidas a persecución, la heterogeneidad en productividad entre territorios vendría determinada en parte por la diferencia de mortalidad entre ellos (Etheridge y cols. 1997, Carrete y cols. 2006a, ver más abajo). Aparentemente, al moderarse el declive poblacional durante los últimos años (1999 en adelante) disminuye el coeficiente de variación a la par que aumenta la productividad lo que sugiere una menor presión de la persecución (Etheridge y cols. 1997). La productividad media para este último periodo (0.98 pollos por territorio ocupado) fue mayor y el coeficiente de variación menor que en el periodo previo a la EHC (si se considera para este periodo la información obtenida desde el año 1986 a 1988, años con información para todo el área de estudio). Esto indicaría que, al menos en parte, el incremento en la productividad media en este último periodo se debe a la desaparición progresiva de los territorios de peor calidad (Ferrer y Donázar 1996, Rodenhouse y cols. 1997). De acuerdo con esto, los territorios extintos hasta el año 2005 fueron menos productivos que los territorios que permanecieron ocupados (U Mann-Whitney = 2136,  $p < 0.001$ ).

*Respuesta funcional y numérica*

De acuerdo a lo predicho, tras la irrupción de la EHC se apreciaba una clara respuesta funcional en la dieta del alimoche frente a la disminución en la disponibilidad de conejo. Esto se reflejó en un descenso generalizado en el consumo de esta presa y, para los territorios en los que se dispuso de información, un incremento de la diversidad trófica. Sin embargo, en la zona oriental del Valle (Monegros), estos territorios también sufrieron un descenso en la productividad, lo que indica que a pesar de ingerir un mayor rango de presas, los alimoches no fueron capaces de obtener recursos suficientes como para compensar el descenso en la disponibilidad de conejo. Este resultado indica que al menos en parte, la alta disponibilidad de conejo en el periodo anterior a la irrupción de la EHC fue responsable de la elevada productividad de los territorios de alimoche en esa zona (1.16 pollos por año). No está claro a que se debió este efecto, si simplemente a una elevada disponibilidad de alimento (respuesta numérica) o a que además este alimento contuviera una distribución de nutrientes especialmente adecuado para esta especie. Se ha sugerido que la dieta de las aves carroñeras suele ser muy pobre en algunos micronutrientes como por ejemplo los carotenos (Negro y cols. 2002). En este sentido, la búsqueda activa por parte de especies como el alimoche, el quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) o el buitre negro (*Aegypius monachus*), de presas pequeñas como el conejo que pueden ser ingeridas enteras o con una composición particular de nutrientes como

las heces, podrían permitir a estas aves obtener un nivel adecuado de estos micronutrientes en momentos determinados de la época de cría (formación del huevo, alimentación de los pollos, etc.; Donázar 1993, Negro y cols. 2002, Margalida y Bertrán 2005).

La falta de respuesta numérica en la zona oriental (Bardenas Reales) es llamativa ya que el conejo era muy abundante en gran parte de esta zona antes de la irrupción de la EHC y prácticamente desapareció tras la entrada de esta enfermedad (Ceballos 1991). La ausencia de respuesta numérica ante un declive generalizado de la presa principal de un predador puede deberse a que la respuesta funcional del predador consiga compensar el declive de la presa (Solomon 1949), por ejemplo si ésta puede ser substituida por otras alternativas (Korpimaki y cols. 1990). La zona de las Bardenas Reales es utilizada como zona de pastoreo durante la época de cría de los alimoches por abundantes rebaños de ovino, por lo que la disponibilidad de carroñas de ganado extensivo es muy elevada. Además, esta zona se encuentra rodeada por zonas con una elevada carga de ganado intensivo (obs. pers.). Por lo tanto es posible que un incremento en el consumo de ganado haya permitido a los alimoches de esta zona obtener los recursos tróficos que antes obtenían del conejo. Por otra parte, hay que destacar que en esta zona la productividad ya era reducida con anterioridad a la llegada de esta enfermedad (Donázar y Ceballos 1988a) lo que indica que este parámetro debía estar limitado por factores distintos a la disponibilidad de alimento (ver más abajo).

*Factores relacionados con la productividad antes de la aparición de la EHC*

El análisis de la productividad en el periodo previo a la entrada de la EHC parece indicar que los principales limitantes que afectaban a este parámetro estaban relacionados con la disponibilidad de alimento y la densodependencia (negativa), en definitiva fenómenos reguladores naturales (Newton 1998).

El aislamiento con respecto al resto de los territorios ocupados incidió positivamente en la productividad lo que indica que la productividad fue menor en las zonas más densas. Este resultado sugiere la existencia de fenómenos de densodependencia negativa (Newton 1998). Esto se ve apoyado por el hecho de que la población de alimoche de las Bardenas Reales (una de las más densas de España; Donázar 1985) mantuvo unos valores de productividad mucho más moderados y con un coeficiente de variación mucho mayor que la de Monegros (valores de productividad entre 1983 y 1985 en Bardenas 0.85 pollos/territorio frente a 1.13 en Monegros; CV = 1.15 en frente a 0.6 en Monegros para el mismo periodo; Donázar y Ceballos 1988a, este trabajo). Estos resultados sugieren que el efecto detectado del aislamiento de los territorios en la productividad posiblemente esté ligado a la existencia de una elevada heterogeneidad de calidad en los territorios de Bardenas con un elevado número de territorios que fracasan en la reproducción (Ferrer y Donázar 1996, Rodenhouse y cols. 1997, Carrete y cols. 2006a).

Otro factor que podría estar teniendo un efecto importante en la productividad de esta zona es la intrusión continua de individuos no reproductores (obs. pers.) ya que en sus alrededores se sitúan un total de 4 dormideros comunales de la especie, siendo dos de ellos de los más grandes conocidos en la península, con concentraciones habituales de un centenar de individuos en cada uno (Donázar y cols. 1996, Grande y cols. 2004). Aunque, si éste fuera el principal factor, la productividad entre territorios en Bardenas se vería reducida de forma más homogénea y el coeficiente de variación sería menor.

La disponibilidad de recursos es uno de los principales limitantes a los que se enfrentan los individuos a la hora de reproducirse (Martin 1987, Sutherland 1996). De acuerdo con esto, el resto de variables que explicaron la productividad para este periodo están relacionados con la disponibilidad de alimento. La riqueza en el tipo de hábitats presentes en el área de campeo posiblemente reflejó una mayor disponibilidad de presas salvajes de pequeño y mediano tamaño, como conejos o aves (Donald y cols. 2001, Angulo 2003, Calvete y cols. 2004), mientras que la distancia a muladares reflejaría la disponibilidad de carroñas de ganado doméstico. La inclusión en el modelo de la distancia a poblaciones humanas podría estar indicando una mayor disponibilidad de alimento de origen antrópico en las cercanías de los pueblos (muladares pero también basureros, restos en las granjas y corrales, etc.), de hecho esta variable estuvo positivamente correlacionada con la distancia a muladares ( $r = 0.468$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 64$ ). Aunque también es posible que en parte esta variable indique una menor incidencia del



veneno en las cercanías de los núcleos habitados durante este periodo o bien, un menor riesgo de mortalidad de los individuos que utilizan fuentes predecibles y estables de alimentación (ver más abajo).

*Factores relacionados con la productividad después de la aparición de la EHC*

La productividad del alimoche se ha visto profundamente afectada por el impacto del veneno a partir de la irrupción de la EHC. La incidencia del veneno en el territorio fue la variable que más varianza explicó tanto en el análisis con todos los datos, como al excluir los casos de mortalidad no natural, lo que indica que incluso en este análisis más conservador se infravaloró el número de fracasos reproductores debido a esta causa.

Es destacable que en ambos análisis, la segunda variable que entra en los modelos sea la predación. Se ha propuesto que la dieta de un predador generalista cambia de acuerdo a la disponibilidad de su principal presa, de forma que al disminuir ésta, aumenta la predación sobre otras presas alternativas ("hipótesis de la presa alternativa"; Angelstam y cols. 1984, Korpimäki y cols. 1990). Así, es posible que tras la irrupción de la EHC, especies como el zorro o el búho real, potenciales predadores tanto de pollos como de adultos de alimoche (Donazar y Ceballos 1988b, Tella y Mañosa 1993, Serrano 2000), en una respuesta funcional ante el declive de su presa principal hayan

diversificado sus dietas incrementando la tasa de predación sobre esta especie (Tella y Mañosa 1993, Serrano 2000). La predación dentro de gremio ("Intraguild predation" ver por ej. Sergio y cols. 2003) puede llegar a ser un factor importante en la estructuración de poblaciones de predadores (Hakkarainen y Korpimaki 1996, Sergio y cols. 2003) por lo que sería importante clarificar el efecto que este factor ha tenido en la dinámica de la población de alimoches tras la entrada de la EHC. En varios predadores se ha detectado un aumento en el consumo de rapaces en ausencia de sus presas principales (McInville y Keith 1974, Tella y Mañosa 1993, Serrano 2000), si bien para el caso particular del cambio en disponibilidad de conejo debido a la EHC, tan solo en un trabajo con el águila real (*Aquila chrysaetos*) se ha detectado un cambio en la dieta de los predadores tras la rarefacción del conejo (Fernández 1993, Villafuerte y cols. 1996, Martínez y Zuberogoitia 2001). Sin embargo, pequeños cambios en la dieta de los predadores, que tal vez no resulten significativos en el cómputo total de la dieta de estas especies, pueden provocar un grave impacto en las poblaciones de especies presa (Lima y Dill 1990), especialmente en especies como el alimocha, con una baja tasa reproductiva y madurez sexual retrasada (Newton 1998).

La tasa de ocupación de los territorios, un tradicional indicador de calidad (Sergio y Newton 2003), estuvo relacionada positivamente con la productividad de los territorios de alimocha en este periodo. En esta especie la extinción de territorios no ha sido un fenómeno al azar, sino que parece que determinadas características de los territorios

hacen que éstos tengan una mayor o menor probabilidad de extinguirse (Capítulo 1). En concreto el uso de veneno, el grado de transformación y la proporción de hábitats adecuados parecen jugar un papel importante en el patrón de ocupación de estos territorios (Capítulo 1). En definitiva, la menor ocupación de los territorios menos productivos refuerza la hipótesis de que en esta población se ha dado una reducción en la heterogeneidad en calidad de los territorios por desaparición de los territorios de peor calidad (como se ha visto más arriba).

El hecho de que la distancia a poblaciones y a muladares, en este periodo, únicamente hayan entrado en el modelo que incluyó los datos de fracaso debido a persecución, podría estar indicando una menor probabilidad de muerte de los individuos territoriales que dependen de fuentes de alimentación antrópicas. Este resultado es muy interesante ya que refuerza la importancia que pueden tener las fuentes de alimentación estables y predecibles para la conservación de especies de aves carroñeras en presencia de un agente desestabilizador como es el veneno (Piper y cols. 1999, Tella y cols. 2000a, Blanco y Montoya 2004). De hecho, si bien la implementación de muladares ha sido una herramienta generalizada en la gestión de las aves carroñeras, no existen evidencias empíricas que demuestren un efecto directo de éstos sobre la población reproductora de las especies a las que se destinan (ver por ej. Viñuela y cols. 1999, Capítulo 1, Blanco y Montoya 2004). En este sentido este trabajo sería el primero en detectar un efecto positivo en la productividad, y de los pocos que han detectado un efecto en la supervivencia de los individuos (ver también Piper y cols. 1999).

Al excluir los casos de fracaso debidos a mortalidad no natural, entraron en el modelo una serie de variables relacionadas con el hábitat que sugieren un efecto positivo de la diversidad de ambientes. En la población estudiada las zonas de cultivos intensivos consisten en parcelas de pequeño o mediano tamaño (regadíos básicamente) ligadas a las zonas de ribera de los distintos ríos, siendo en general zonas muy ricas y diversas (Tella 1991). Así, tras la rarefacción del conejo en las zonas de secano, estos ambientes ribereños donde se incrementa la disponibilidad y variabilidad de presas alternativas (peces, anfibios y passeriformes) cobrarían especial relevancia para la especie (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1991). Hay que tener en cuenta, de todas formas, que la cobertura de agricultura intensiva en nuestro área de estudio es mucho menor que la de vegetación natural y cultivos extensivos de secano (mediana de cobertura 15 %, 29.6 % y 30.2 % respectivamente), y posiblemente una extensión de los cultivos intensivos a áreas cubiertas por vegetación natural o cultivos de secano homogeneizaría el territorio empobreciendo la disponibilidad de presas para el alimoche (Donald y cols. 2001, Angulo 2003, Calvete y cols. 2004).

*Importancia de las características de los individuos reproductores en la productividad*

Se ha detectado un efecto positivo de la experiencia de los adultos reproductores en la productividad. Más aún, esta variable fue la única que explicó más variabilidad que el territorio indicando que,

efectivamente, el componente individual puede ser de extrema importancia en la determinación de la productividad en especies de larga vida (Forslund y Pärt 1995, Espie y cols. 2000). En aves rapaces, al igual que ocurre en el resto de aves altriciales, es esperable que al incrementarse la experiencia reproductiva previa de los individuos, éstos sean más eficientes en la búsqueda de alimento y en la asignación de recursos durante la cría, lo que se debería traducir en una mayor productividad (Espie y cols. 2000). Aunque en general este incremento en experiencia debería ir asociado a la edad (Forslund y Pärt 1995, Espie y cols. 2000), en especies muy longevas y con reclutamiento a la población reproductora tardío y muy variable, se ha detectado un efecto de la experiencia como reproductor sobre la productividad independiente del de la edad (Wooller y cols. 1990, Weimerskirch 1992). La ausencia de un efecto de la edad en este estudio podría deberse a un efecto conjunto de un pequeño tamaño muestral (en el número de individuos para cada clase de edad posible) y de la gran variación en la edad de la primera reproducción (entre 4 y 11 años).

Es destacable que el efecto de la experiencia sobre la productividad sólo se detectó al excluir los fracasos asociados con el veneno, lo que refuerza el papel del veneno como un fuerte agente desestructurador de los factores naturales que regulan la población de esta especie.

*Efectos de la EHC en la comunidad de predadores*

Las enfermedades emergentes son uno de los principales riesgos a los que se enfrentan en la actualidad tanto la fauna salvaje como el ser humano (Daszak y cols., 2000). Gran parte de los trabajos que abordan esta problemática se centran en los efectos directos (mortalidad) que estas enfermedades pueden tener en el hombre, en su ganado o en determinadas especies salvajes (ver por ej. Fisher y cols. 1997, Childs y cols. 1998, Murphy 1998, Pearse y Swift 2006), sin embargo son mucho menos conocidos los efectos indirectos que estas enfermedades pueden provocar a nivel de los ecosistemas. En este capítulo se ha demostrado cómo la irrupción de una enfermedad emergente (EHC), introducida accidentalmente por el hombre (Angulo y Cooke 2002), con unos efectos devastadores para una especie presa clave en un ecosistema (Delibes e Hiraldo 1981, Villafuerte y cols. 1995), puede alterar completamente las relaciones entre predadores y presas. Obligando a algunos predadores a responder funcional y numéricamente a la escasez de dicha presa (en un claro efecto regulador de abajo hacia arriba - bottom-up -) y afectando a la mortalidad de otros (utilizados como presa alternativa en un control de arriba hacia abajo - top-down -). Sin embargo, los efectos secundarios no se acaban aquí, la drástica reducción de las poblaciones de conejo ha desencadenado un conflicto de intereses con el hombre (Villafuerte y cols. 1998), un agente externo al sistema que, a través de la persecución, ha desestructurado totalmente los factores reguladores que inciden sobre la especie de predadores. Esto ha afectado

negativamente a varias de estas especies que han sufrido un marcado declive (Viñuela y cols. 1999, Blanco y Montoya 2004, Blanco y Viñuela 2004, González y Oria 2004, Capítulo 1). Por último, si bien no ha sido evaluado, estos predadores están en lo más alto de las redes tróficas de los ecosistemas mediterráneos, por lo que es muy probable que la desestructuración de la comunidad de predadores haya alterado las relaciones entre otras especies a niveles inferiores de dichas redes tróficas.





## **CAPÍTULO 3**



**Supervivencia de un ave carroñera de larga vida: características individuales, calidad del territorio y condicionantes ecológicos**



**SUPERVIVENCIA DE UN AVE CARROÑERA DE LARGA VIDA: CARACTERÍSTICAS  
INDIVIDUALES, CALIDAD DEL TERRITORIO Y CONDICIONANTES ECOLÓGICOS**

**INTRODUCCIÓN**

Las especies de larga vida con madurez sexual retardada suelen presentar también unas bajas tasas de natalidad, de manera que su éxito reproductor a lo largo de la vida (*lifetime reproductive success*, LRS) depende, sobre todo, de la probabilidad de supervivencia de los individuos (Ricklefs 1973). Consecuentemente, dado que el balance demográfico en estas especies es muy sensible a este parámetro (principalmente a la supervivencia adulta; Lebreton y Clobert 1991, Stearns 1992), resulta crucial, tanto desde el punto de vista teórico como aplicado, identificar cuáles son los factores que lo afectan.

Aunque se ha propuesto que las especies longevas son especies conservadoras que sólo deberían invertir en la reproducción si tienen garantías de criar individuos de calidad y competitivos (Simmons 1997), hay evidencias empíricas de que las tasas de supervivencia de sus juveniles varían dependiendo de características intrínsecas como la condición física (Tella y cols. 2000b), la fecha de nacimiento y el orden en la pollada (Harris y cols. 1992, Spear y Nur 1994). Sin embargo, una vez pasado este periodo juvenil, es de esperar que la probabilidad de supervivencia de los individuos se incremente, ya sea por un aumento en sus habilidades de forrajeo y su estatus social o a que la selección

natural va eliminando a los individuos de baja calidad (Tavecchia y cols. 2001). Conforme las aves se aproximan a la edad adulta, la maduración sexual estimula conductas de prospección de potenciales sitios de cría y/o de pareja (Boulinier y Danchin 1997, Reed y cols. 1999), lo que a su vez puede suponer un coste en términos de supervivencia (Newton 1979, Golet y cols. 1998, Tavecchia y cols. 2001). Una vez que los individuos se integran en la fracción reproductora de la población, la supervivencia tiende a incrementarse lentamente o a permanecer constante hasta la fase de senescencia (Newton 1989, van der Jeugd y Larsson 1998, Frederiksen y Bregnballe 2000, Tavecchia y cols. 2001). Adicionalmente, la existencia de diferencias en la inversión parental de los adultos podría generar diferencias en la supervivencia ligadas al sexo (Breitwisch 1989).

Algunos factores ambientales pueden determinar cambios en las tasas de supervivencia de los individuos. Por ejemplo, se sabe que cambios en la disponibilidad de recursos tróficos, presión de predadores o condiciones ecológicas en áreas de invernada afectan a la supervivencia de algunas especies (Thirgood y cols. 2000, Hakkarainen y cols. 2002, Oro y Furness 2002, Schaub y cols. 2005). Las características del territorio en el que un ave nace o se reproduce pueden también afectar de forma importante la supervivencia de los individuos (Franklin y cols. 2000, Sergio y cols. 2004, Carrete et al. 2006a).

Por otra parte, en un mundo cada vez más transformado por el hombre, es de esperar que la supervivencia de los individuos se vea en

mayor o menor medida alterada como consecuencia de determinadas actividades humanas (Weimerskirch y Jouventin 1987, Croxall y cols. 1990, Villafuerte y cols. 1998, Blanco y Montoya 2004, Whitfield y cols. 2004a). Éstas, al contrario de lo que ocurre con los limitantes naturales a los cuales se supone que los animales deben estar adaptados, pueden alterar de forma dramática la estructura y la dinámica propia de las poblaciones, enmascarando el efecto de limitantes naturales subyacentes y dificultando la detección de las causas últimas que determinan la probabilidad de supervivencia de los individuos. Estos efectos pueden verse exacerbados si los factores de mortalidad antrópicos afectan de forma asimétrica a distintas clases de edad o a los sexos (Weimerskirch y Jouventin 1987, Ryan y Boix-Hinzen 1999).

A pesar de que existe un creciente interés sobre estos aspectos de la ecología de poblaciones, los trabajos a largo plazo sobre tasas de supervivencia basados en animales marcados son raros para especies longevas, exceptuando el caso de las aves marinas y acuáticas que habitualmente crían en grandes colonias donde se puede acceder de una manera relativamente fácil a un alto número de individuos (ver por ejemplo Weimerskirch y Jouventin 1987, Harris y cols. 1992, Spear y Nur 1994, van der Jeugd y Larsson 1998, Frederiksen y Bregnballe 2000, Tavecchia y cols. 2001, Schaub y cols. 2005). En el caso de las especies territoriales, la bibliografía acerca de tasas de supervivencia se circunscribe casi exclusivamente a especies de vida corta o media (Newton y cols. 1997, Seamans y cols. 1999, Altwegg y cols. 2003, Nicoll y cols. 2003), probablemente porque la mayoría de las especies

territoriales longevas mantienen poblaciones poco densas y son difíciles de capturar y controlar de manera extensiva. Además, al tener una madurez sexual diferida, mantienen una fracción flotante importante que suele ser particularmente complicada de monitorear a largo plazo (Newton 1998).

Para obtener unas estimas de supervivencia precisas es necesario separar los valores reales de supervivencia de los fallos de recaptura, es decir estimar la probabilidad de que un individuo estando vivo no sea recapturado. En las últimas décadas se ha dado un gran desarrollo de los modelos de captura recaptura que permiten el cálculo separado de una estima de supervivencia y una estima de recaptura reduciendo de forma importante este problema (Lebreton y cols. 1992). Estos modelos, no solo incrementan considerablemente la robustez y precisión de las estimas calculadas, sino que además permiten la incorporación de covariables individuales y temporales. De este modo, es posible testar hipótesis biológicas sobre los distintos condicionantes, tanto naturales como antrópicos que modelan la probabilidad de supervivencia de las especies (Lebreton y Clobert 1991, Lebreton y cols. 1992).

En este Capítulo, hemos utilizado una base de datos de 16 años de captura-reavistamiento obtenidos para una especie territorial longeva, el alimoche *Neophron percnopterus*, para investigar la estructura de edad y los factores que afectan a sus tasas de supervivencia en una población en declive del noreste de España (tramo medio del Valle del Ebro).

El alimoche es una especie territorial que nidifica en cortados que defiende activamente de otros coespecíficos (Donázar 1993). Sin embargo, presenta un comportamiento gregario durante los primeros años de vida, antes de incorporarse a la fracción reproductora, periodo en el cual lleva una vida relativamente sencilla (al menos en las zonas de cría) moviéndose entre fuentes de alimento predecibles y dormideros comunales de hasta 200 individuos (Donázar 1993, Donázar y cols. 1996, Grande y cols. 2004). A diferencia de los otros buitres europeos, las poblaciones continentales de esta especie son migradoras, dejando las zonas de cría a mediados de agosto-principios de septiembre y volviendo progresivamente a partir de mediados-finales de febrero. La llegada a Europa es secuencial, ya que primero vuelven los individuos reproductores y, más tarde, llegan de forma progresiva los más jóvenes (en general a partir de mediados de mayo; Donázar y cols. 1996). Los individuos vuelven por primera vez de África cuando tienen dos o tres años, raramente antes (Donázar 1993).

La información obtenida mediante marcaje de individuos con emisores de seguimiento vía satélite, indica que las zonas de invernada de las aves ibéricas se sitúan en un área bien delimitada del Sahel mauritano, en el límite con Mali y Senegal (Benítez y cols. 2004 ). Al igual que otras rapaces (BirdLife International 2004), esta especie ha sufrido una fuerte regresión en todo su rango de distribución europeo, siendo especialmente marcada en algunas zonas como nuestra área de estudio. Las principales causas de extinción de territorios parecen estar relacionadas con la persecución indirecta y las transformaciones del

hábitat, factores que parecen estar afectando tanto a la supervivencia de los individuos territoriales como al atractivo de los territorios para su recolonización (Capítulo 1).

### *Hipótesis y predicciones*

De acuerdo con los aspectos relevantes de la historia vital de la especie arriba reseñados y de las características de nuestra área de estudio, hemos testado una serie de hipótesis de cara a intentar determinar cuáles son los factores que están modelando la supervivencia en esta especie (Tabla 1). Para ello hemos elaborado las siguientes predicciones:

#### *Hipótesis 1. La supervivencia varía según la edad del individuo.*

El alimoche es una especie longeva con madurez sexual retardada. Según los condicionantes a los que se enfrentan los individuos a lo largo de la vida se pueden diferenciar 4 estadios: i) *juvenil*- individuos de 1 y 2 años de edad; este periodo incluye el primer viaje a los cuarteles de invernada y el tiempo que pasan allí hasta volver por primera vez a las zonas de cría, ii) *inmaduro*- individuos de 3 y 4 años; en este periodo las aves migran todos los años a África y llevan una vida gregaria para alimentarse y descansar en el área de cría, iii) *adulto no reproductor*- individuos con 5 o más años de edad; prospectan amplias zonas en busca de posibles territorios y pareja para incorporarse a la población reproductora y iv) *adultos reproductores*;



con edad superior a 6-7 años; regentan territorios a los que retornan cada año para criar (Donázar 1993).

Estos cambios comportamentales asociados con cada tipo de plumaje sugieren diferencias en las tasas de supervivencia de cada uno.

**→ Predicción 1: La supervivencia aumenta de forma general con la edad, con una discontinuidad a los cinco años de edad.**

*Hipótesis 2. La supervivencia varía según el sexo del individuo.*

El alimoche es una especie sin dimorfismo sexual aparente donde ambos sexos se incorporan a la población reproductora con edades similares, desempeñando prácticamente las mismas tareas durante el periodo de cría. Tampoco parece existir segregación en las áreas de invernada (Donázar 1993).

**→ Predicción 2. No existen diferencias sexuales en las tasas de supervivencia.**

*Hipótesis 3. La supervivencia varía según las características de los individuos durante las primeras etapas del desarrollo.*

El peso con el que llegan los pollos volantones a la edad de vuelo es muy variable en esta especie con oscilaciones de  $\pm 20\%$  sobre el peso medio (datos propios), por lo tanto esto debe indicar una gran variación en la condición física de estos pollos al llegar a la edad de vuelo (Magrath 1991).

**Tabla 1.** Hipótesis y predicciones de acuerdo con la historia de vida del alimoché y las características de la población objeto de estudio. Se incluyen también los efectos que se espera que sean incluidos en los modelos finales, de acuerdo con las predicciones.

Hipótesis	Predicciones y resultados esperados	Modelo
1- La supervivencia varía en función de la edad del individuo	La supervivencia (estimas de $\phi_i$ ) se incrementará de acuerdo a los distintos grupos de edad, con un descenso a los 5 años	$\phi_{i_{a \times t_2}}$
2- La supervivencia varía según el sexo del individuo	No existirán diferencias sexuales en las tasas de supervivencia	$\phi_{i_{a \times t_2}}$
3- La supervivencia varía según las características de los individuos durante las primeras etapas del desarrollo	<p>a) Los alimoches con mejor condición física tendrán mayor probabilidad de supervivencia; <math>\beta_{3a} &gt; 0</math></p> <p>b) La supervivencia de los individuos está inversamente relacionada con la fecha de nacimiento; <math>\beta_{3d} &lt; 0</math></p> <p>c) La supervivencia de los primeros y segundos pollos no difieren entre sí ni respecto a los pollos únicos</p> <p>d) La supervivencia es mayor en individuos nacidos en territorios de alta calidad; <math>\beta_{3q} &gt; 0</math></p>	$\phi_{i_{a \times t_2}}$ $\phi_{i_{a \times t_2}}$ $\phi_{i_{a \times t_2}}$ $\phi_{i_{a \times t_2}}$
4- La supervivencia depende de la calidad del territorio de cría	La supervivencia es mayor en individuos que crían en territorios de alta calidad; $\beta_{4q} > 0$	$\phi_{i_{q \times t_2}}$
5- La supervivencia depende de la disponibilidad de recursos en las áreas de cría e invernada	<p>a) La supervivencia será mayor en años en que la productividad de la población es alta; <math>\beta_{5a} &gt; 0</math></p> <p>b) La supervivencia será mayor en años con alta productividad primaria en la zona de invernada; <math>\beta_{5a \times i} &gt; 0</math></p>	$\phi_{i_{a \times t_2}}$ $\phi_{i_{a \times t_2 \times i}}$
6- La supervivencia depende de la persecución humana	La supervivencia será inversa a la intensidad en el uso de veneno; $\beta_{6v} < 0$	$\phi_{i_{a \times t_2 \times v}}$

**→ Predicción 3a. Los alimoches con mejor condición física tendrán mayor probabilidad de supervivencia.**

La fecha de nacimiento de los alimoches puede ser muy variable, pudiendo darse un desfase de hasta dos meses entre los primeros y los últimos pollos (datos propios). En consecuencia, los individuos nacidos en fechas tempranas tienen más tiempo para mejorar sus habilidades de vuelo y explotación del alimento antes de la migración, que inexorablemente ocurre durante los primeros días de septiembre (Donázar 1993).

**→ Predicción 3b. La supervivencia de los individuos está inversamente relacionada con la fecha de nacimiento.**

Los alimoches suelen poner dos huevos de los que nacen, con un desfase variable, uno o dos pollos (Donázar 1993). Los pollos que quedan solos en el nido (por la muerte del segundo hermano) y los primogénitos de polladas dobles crecen a una tasa similar mientras que los pollos segundos de polladas dobles muestran un retraso en el crecimiento. Sin embargo, con unos 75 días de edad estas diferencias tienden a desaparecer (Donázar y Ceballos 1989).

**→ Predicción 3c. Las tasas de supervivencia de los primeros y segundos pollos no difieren entre sí ni respecto a los pollos únicos.**

Los territorios de alimoche difieren tanto en sus características de hábitat como en la disponibilidad de recursos naturales o de origen antropogénico (Capítulos 1 y 2). Estas diferencias pueden traducirse en una heterogeneidad de territorios o, a corto plazo, en cambios en la calidad de los mismos.

**→ Predicción 3d. La supervivencia es mayor en individuos nacidos en territorios de alta calidad.**

*Hipótesis 4. La supervivencia de los adultos reproductores depende de la calidad del territorio regentado.*

Los territorios de alimoche son heterogéneos en cuanto a la disponibilidad de hábitat y a la presión humana que soportan (Capítulos 1 y 2).

**→ Predicción 4. La supervivencia es mayor en individuos que ocupan territorios de alta calidad.**

*Hipótesis 5. La supervivencia depende de la disponibilidad de recursos tróficos en áreas de cría e invernada.*

Aunque la alimentación del alimoche depende en buena medida de los cadáveres de ganado, una parte muy importante de su dieta se basa en presas de pequeño y mediano tamaño (Donázar 1993). Las poblaciones de estas presas fluctúan según la productividad del medio, que tanto en zonas de cría (Europa) como en las de invernada (África subsahariana) varía entre años (Todd y cols. 2002, Schaub y cols. 2005, Vanacker y cols. 2005).

i) Área de cría en Europa: asumiendo que la disponibilidad anual de recursos se ve reflejada en la productividad global de una población (ver por ej. Davis y cols. 2005)

**→ Predicción 5a. La supervivencia de los individuos es mayor en años en los cuales la productividad de la población es mayor.**

ii) Zona de invernada en África: las condiciones ecológicas del área del Sahel varían de forma radical dependiendo de las precipitaciones anuales (Vanacker y cols. 2005).

**→ Predicción 5b. La supervivencia de los alimoches es mayor en años en los cuales la productividad primaria en la zona de invernada es mayor.**

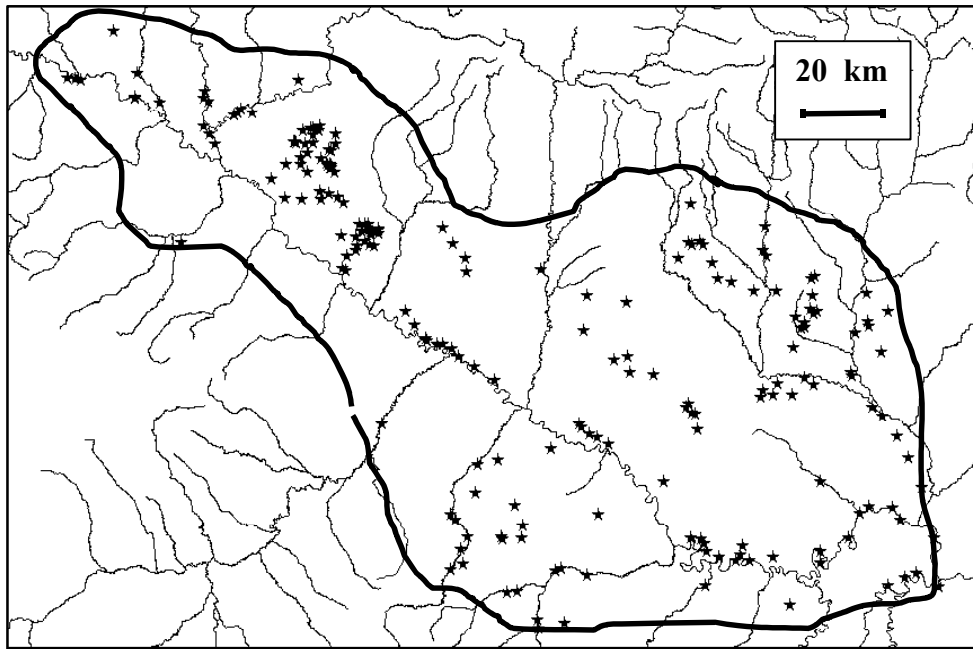
Hipótesis 6. *La supervivencia depende de la persecución humana.*

Una de las causas principales de extinción de territorios de alimoche es el uso ilegal de cebos envenenados para el control de predadores (Capítulo 1).

**→ Predicción 6. La supervivencia de los alimoches guarda una relación inversa con la intensidad en el uso de venenos en la zona de cría de la especie.**

## Métodos

### *Área de estudio*



**Figura 1.** Área de estudio en el Valle Medio del Ebro. Las estrellas negras indican los territorios de alimoche ocupados al menos una vez entre 1979 y el 2005.

El área de estudio comprende una superficie aproximada de 19000 km<sup>2</sup> (ver Fig. 1) de cultivos extensivos de secano, alternados con parches de distintos tamaños de vegetación natural (sobre todo estepa y bosque mediterráneo). Al igual que el resto de la población ibérica (del Moral y Martí 2002), esta población local ha sufrido un marcado declive durante las últimas décadas, pasando de cerca de 200 parejas territoriales a principios de los 80 a 94 parejas en 2005 (Capítulo 1).

*Trabajo de campo*

## 1) Control de la población reproductora

El trabajo de campo se inició en 1979, intensificándose a partir de 1986. Desde esta última fecha, todos los territorios de cría conocidos se han visitado por lo menos dos veces en cada temporada. La primera visita tenía lugar entre principios de abril y mediados de mayo con el fin de detectar la ocupación de los territorios y el inicio de las actividades reproductoras. La segunda visita se realizaba ya durante el mes de julio para registrar el éxito de la cría y para anillar a los pollos volantones (Tella y cols. 2000a, Grande y cols. 2004). No obstante, la mayoría de los territorios fueron visitados con mayor frecuencia con el fin de detectar si alguno de los adultos llevaba anillas plásticas. En este caso, se invertían las jornadas necesarias para leer los códigos.

## 2) Control de los individuos no reproductores

Desde mediados de julio a finales de agosto, controlamos de forma intensiva los dormideros comunales de la especie (situados principalmente en el entorno de las Bardenas Reales, los Montes de Zuera-Castejón y la Hoya de Huesca-Alcubierre), así como puntos de alimentación predecibles (muladares, basureros) en busca de individuos marcados. Debido a que el esfuerzo en la supervisión de estos puntos ha sido variable a lo largo del periodo de estudio, hemos clasificado este esfuerzo según el número de zonas y de días invertidos en cada una de ellas en cada año. De este modo, se consideró que se había hecho un

esfuerzo bajo en 1991-1992, 1997-1999 y 2005, un esfuerzo medio en 1993, 1996 y 2000 y un esfuerzo alto en 1994-1995 y 2001-2004.

### 3) Marcaje y anillamiento

Cada año, desde 1986 hasta 2004, se marcaron anualmente el máximo número posible de pollos volantones. Además, en 1987, 1993-97 y 2000-04 se capturaron alimoches adultos e inmaduros con redes cañón en la vecindad de dormideros comunales y territorios de cría.

Todos los individuos fueron marcados con una anilla de metal y, desde 1987, con anillas de plástico con un código alfanumérico único que permite la identificación individual de las aves a distancia. Desafortunadamente, las anillas que se utilizaron hasta 1995 tenían escaso espesor (1.55 mm) por lo que un número variable de ellas se ha perdido durante el estudio (estimamos una pérdida anual mínima del 6 %). Hemos excluido las lecturas de anillas de metal para las estimas generales de supervivencia puesto que producen un sesgo obvio al ir desapareciendo con el paso del tiempo. De todos modos la información proporcionada por estos individuos tiene valor para analizar la supervivencia de aves adultas que regentan territorios de cría; por esta razón los incluimos en un subconjunto usado para este análisis particular (véase S-3 abajo). A partir del año 1996 se utilizaron anillas del mismo tamaño pero sensiblemente más gruesas (3.1 mm) con lo que parece haberse solventado este problema ya que no tenemos evidencias de que haya habido pérdidas de anillas entre los individuos marcados con este tipo de anillas.



*Manejo de la información y variables explicativas**Agrupación de los datos*

La supervivencia del alimoche ha sido modelada mediante procedimientos de captura/recaptura con el Programa MARK 1.9 (White y Burnham 1999). Este programa requiere para su funcionamiento de matrices completas, sin huecos de información. Por ello, y debido a que en determinados casos no pudimos estimar el valor de algunas covariables para todos los individuos con historial disponible, hemos dividido la base de datos general en tres sub-bases conformadas sobre la base de las hipótesis que queríamos testar.

La primera sub-base (S-1) incluyó a todos los individuos marcados como pollos volantes en el nido para los que teníamos información referente al conjunto de covariables individuales. Esta sub-base de datos se estructuró para el análisis en seis grupos de acuerdo al tipo de anilla con que fueron marcados (fina o gruesa) y el orden de nacimiento en el nido (pollos solitarios, o primer y segundo pollo en nidadas dobles).

La segunda sub-base (S-2) incluyó a todas las aves anilladas, tanto pollos volantes marcados en el nido como inmaduros y adultos capturados con redes cañón. Esta base fue estructurada en 10 grupos de acuerdo al tipo de anilla (fina o gruesa) y a la edad a la que fueron capturados los individuos (pollos, 2, 3, 4 o más años, con plumaje de segundo año no se capturó ningún individuo). Con ella hemos modelado

la recaptura de la misma forma que con S-1 pero debido a que una parte importante de los adultos capturados eran reproductores, hemos testado la posibilidad de que su recaptura ( $g_5$ ) fuera distinta de la que les correspondería a los individuos de 6 años no territoriales (la edad media de incorporación a la población reproductora es de 6.5 años).

Finalmente, la tercera sub-base (S-3) incluyó los historiales de captura recaptura únicamente de los adultos reproductores, centrándonos en los datos obtenidos durante el periodo para el que contamos con más de 10 adultos reproductores anillados por año (1994-2005).

### *Variables explicativas*

#### 1) Características individuales

Las características individuales consideradas fueron: edad, sexo, fecha de nacimiento, orden en la pollada y condición física.

Los alimoches mudan gradualmente el plumaje hasta el quinto año de edad, en el que adquieren la librea adulta (obs. pers., Forsman 1999), por lo que pudimos determinar la edad de todos los inmaduros capturados con la red cañón. Además, y desde 1995, todos los individuos fueron sexados mediante técnicas moleculares a partir de una muestra de sangre (Rodríguez y cols. 2005). Para los pollos marcados en nido, la fecha de nacimiento se obtuvo sustrayendo a la fecha de marcaje la edad estimada del individuo, esta última calculada a partir de la longitud de la 7ª primaria (Donazar y Ceballos 1989).

Como medida de condición física de estos mismos individuos hemos utilizado los residuos estandarizados de la regresión entre el logaritmo del peso (variable dependiente; precisión: 25 g) y el logaritmo de la longitud de la 7ª primaria (variable independiente; precisión: 1 mm).

## 2) Calidad del territorio

La calidad del territorio fue estimada mediante dos procedimientos. Primero, dentro de un mismo año y atendiendo a los nidos en que la reproducción fue exitosa, consideramos que la disponibilidad de recursos y las condiciones generales eran mejores en los territorios en los que volaban dos pollos (territorio alta calidad) frente a aquellos en los que se volaba uno solo (territorio baja calidad; variable *qnc*). Además, y como un indicador directo de calidad a más largo plazo, hemos utilizado la productividad media de los territorios en el periodo de estudio ( $n^{\circ}$  pollos volados/ $n^{\circ}$  años con control de la reproducción; variable *qnl*). Como el objetivo de utilizar esta variable es tener una estima de la calidad del territorio en términos ecológicos, hemos excluido todos los casos presuntos o confirmados de fracasos reproductores debidos a casos de mortalidad no natural de los adultos o los juveniles (ver Capítulo 2).

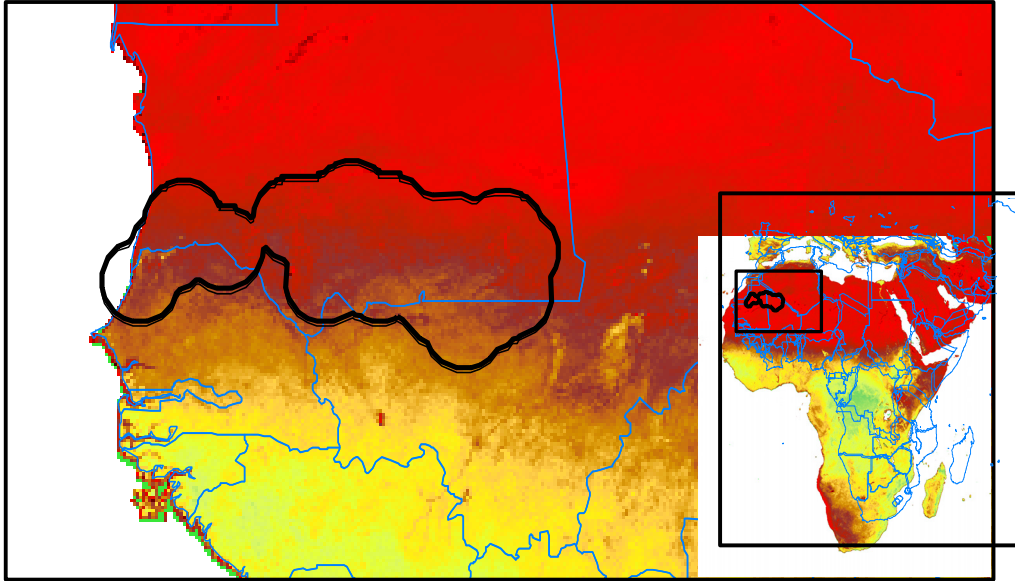
## 3) Disponibilidad de recursos

La disponibilidad anual de recursos en el área de cría fue estimada a través de la productividad media de la población ( $n^{\circ}$  de pollos volantes/ $n^{\circ}$  territorios controlados), excluyendo los fracasos reproductivos debidos a mortalidad no natural (envenenamiento).

La zona de invernada de los alimoches del valle del Ebro la hemos obtenido a partir del seguimiento satelital de 7 individuos que llegaron vivos al área de invernada en los años 2002-03 (Donázar com. pers.). En estas zonas, utilizamos como indicador de la disponibilidad de recursos el valor medio anual del Índice Normalizado de Diferencias de Vegetación (NDVI; Rouse y cols. 1973) obtenido en un radio de 25 km en torno a cada localización de satélite (Fig. 2). Valores altos de este índice indican valores altos de productividad primaria, a su vez correlacionada con altas densidades de consumidores primarios (Todd y cols. 2002). Las imágenes de NDVI se extraen del sensor AVHRR de los satélites del US National Oceanic and Atmosphere Administration (NOAA-<http://edcintl.cr.usgs.gov/adds/adds.html>) con una resolución espacial para África de 64 km<sup>2</sup>.

#### 4) Persecución indirecta por uso de venenos

Como medida del uso de veneno hemos utilizado el número de eventos de envenenamiento registrados cada año entre 1990 y 2004 en la zona de estudio, considerando tanto aves y mamíferos como cebos con rastros de veneno. La información proviene de tres fuentes complementarias (*Programa Antídoto*, Centro de Recuperación de Fauna Salvaje de La Alfranca y Guardería de Medio Ambiente del Gobierno de Navarra) a las que sumamos datos propios recogidos a lo largo del periodo de estudio.



**Figura 2.** Zonas de invernada del alimoche en África según las localizaciones de calidad 1-3 del satélite ARGOS obtenidas de 7 individuos durante los años 2002-3. La superficie delimitada en negro es el área total determinada por un radio de 25 km alrededor de cada localización. La gradación de zonas con tonos más rojizos a más amarillentos se corresponden con un gradiente creciente de productividad primaria.

### *Análisis de los datos*

#### *Hipótesis iniciales*

Los modelos de captura-recaptura se basan en la asunción de que existe homogeneidad en la probabilidad de supervivencia o recaptura entre todos los individuos. Esta hipótesis de partida puede ser testada por medio de tablas de contingencia, comparando los historiales de individuos vivos en el tiempo  $i$  con sus historiales de captura previos y posteriores. Los tests de bondad de ajuste se hicieron con el programa U\_CARE1.4. (Choquet y cols. 2002), que incluye tests direccionales (Z-tests) diseñados específicamente para detectar sesgos en los historiales debidos a la existencia de *transients* (individuos que se capturan una

vez en el área de estudio y después emigran fuera de ésta, y que, por lo tanto, están vivos pero no son detectados) o a efectos derivados del trampeo que faciliten (*trapdependence*) o dificulten (*trapshynnes*) la recaptura.

### *Proceso de modelado*

El programa MARK permite estimar la supervivencia teniendo en cuenta la probabilidad de recaptura, es decir la probabilidad de que un individuo, estando vivo, sea observado después del marcaje (White y Burnham 1999). Las variables individuales fueron incluidas en los modelos como covariables cuando fueron continuas y como grupo en la matriz de datos cuando fueron discretas. Las variables que describían condiciones de cualquier naturaleza en un determinado año fueron incluidas como covariables temporales (Cooch y White 2004). La base de captura-recaptura que hemos utilizado se ciñe al periodo 1990-2005. Las estimas de supervivencia fueron obtenidas por procedimientos de máxima verosimilitud de los historiales de captura-reavistamiento de los individuos marcados (Lebreton y cols. 1992). La terminología utilizada sigue a Lebreton y cols. (1992), donde  $\phi$  y  $p$  son, respectivamente, los parámetros de supervivencia y recaptura. El signo \* indica interacción y el signo + indica efectos aditivos. La inclusión del tipo de anilla (en relación al grosor) y de las clases de edad se representan con  $r$  y  $ax$  respectivamente, siendo  $x$  el número de clases de edad considerado.

La selección de modelos se ha efectuado comparando los modelos que incluían cada una de las variables con modelos más generales en los que la variable de interés no estaba presente para excluir efectos que no fueran relevantes (Lebreton y cols. 1992). Los modelos fueron ordenados utilizando el valor de AICc, una medida ponderada que tiene en cuenta tanto el número de parámetros incluidos como la variabilidad residual explicada por cada modelo (Burnham y Anderson 1998, White y Burnham 1999). El modelo con menor valor de AICc fue considerado como el mejor ya que explicaba la misma cantidad de varianza con un menor número de parámetros.

### *1) Recaptura*

Para modelar la recaptura hemos utilizado como modelo inicial  $\phi_{(a\delta^*t)} + r \quad p_{a\delta^*t}$ , donde incluimos seis grupos de edad y su interacción con el tiempo, tanto en la supervivencia como en la recaptura, además del efecto de la clase de anilla (fina o gruesa) sobre la supervivencia. Primero hemos comparado este modelo con otros dos que incluían, respectivamente, el tiempo (con efecto aditivo) y el esfuerzo de recaptura en categorías de alto, medio y bajo (ver arriba). A partir de aquí, hemos modelado el efecto de distintas posibilidades de estructura de edad en la probabilidad de recaptura.

### *2) Supervivencia*

Una vez obtenido el mejor modelo de recaptura, modelamos la supervivencia testando previamente si el efecto de la anilla (fina o

gruesa) era aditivo o interaccionaba con los grupos de edad. Nuestros resultados indicaron que la pérdida de anillas era aditiva y, por lo tanto, constante a lo largo del tiempo por lo tanto el término anilla  $r$  se incluyó en todos los modelos como término aditivo ( $+r$ ). A continuación procedimos a testar las distintas hipótesis planteadas para la especie (ver introducción y tabla 1). Todas las estimas de supervivencia y recaptura se dan con su error estándar (SE) asociado.

## RESULTADOS

### *Bondad de ajuste y heterogeneidad de los datos*

Analizamos los historiales de captura-recaptura de 835 alimoches, 646 marcados como pollos volantones y 189 como inmaduros o adultos capturados con redes de cañón en las cercanías de dormideros comunales y puntos de alimentación (117 individuos) o territorios (72 individuos).

El test global de bondad del ajuste reveló ausencia de homogeneidad para el modelo total de tiempo y grupos de edad, tanto para el grupo de datos de pollos anillados ( $S-1$ ;  $\chi^2_{136} = 419.3$ ;  $p < 0.001$ ) como para el del total de aves marcadas ( $S-2$ ;  $\chi^2_{117} = 454.33$ ;  $p < 0.001$ ). En ambos casos, el análisis de los componentes específicos de cada grupo mostró que esta ausencia de ajuste era debida a la estructura dependiente de la edad en los grupos de aves marcadas como pollos.

Para la sub-base de datos  $S-1$ , los valores de bondad de ajuste para los seis grupos fueron significativos ( $p < 0.01$  en cinco grupos y  $p =$



0.05 en el restante). En el caso de la sub-base de datos S-2, los valores fueron significativos sólo para los dos grupos de aves anilladas como pollos volantes ( $\chi^2_{30} = 112.844$ ;  $p < 0.001$  para anillas finas y  $\chi^2_{28} = 306.019$ ;  $p < 0.001$  para anillas gruesas, respectivamente). Para las dos bases de datos (S-1 y S-2), la inclusión de un parámetro diferente para el primer estadio de edad (1 y 2 años) fue suficiente para conseguir la homogeneidad en los historiales ( $\chi^2_{63} = 26.2801$ ,  $p = 0.999$  para S-1, y  $\chi^2_{98} = 61.483$ ;  $p = 0.999$  para S-2). Teniendo en cuenta esta circunstancia, en el resto de los análisis se mantuvo una estructura de edad con al menos dos clases de edad en todos los grupos con heterogeneidad potencial (grupos de aves marcadas como pollos volantes). La sub-base de datos correspondiente a las aves adultas territoriales (S-3) no presentó heterogeneidad ( $\chi^2_{20} = 3.84$ ;  $p = 1$ ).

### *Recaptura*

El mejor modelo de recaptura incluyó tres grupos de edad y variación en el tiempo de acuerdo con el esfuerzo de recaptura ( $\phi_{(a6*t)+r}$   $p_{a3+e}$ ), es decir, la probabilidad de recaptura se incrementó con la edad y también con el esfuerzo de lectura. Así, los valores de la tasa de recaptura fueron casi de cero para aves en su primer año de vida, independientemente del esfuerzo realizado ( $p_{a1} < 0.029$ ) mientras que aumentaron en las aves de dos ( $0.275 \pm 0.033$ ,  $0.381 \pm 0.061$  y  $0.5 \pm 0.091$ , para años de bajo, medio y alto esfuerzo de recaptura, respectivamente) y más de tres años de edad ( $0.542 \pm 0.045$ ,  $0.658 \pm 0.062$  y  $0.757 \pm 0.07$ , dependiendo nuevamente del esfuerzo de lectura).

El mejor modelo de recaptura para el grupo de datos S-2 fue también el que incluía tres grupos de edad, aunque con una tasa diferente para las aves anilladas como adultas. Los valores de recaptura el primer año fueron menores de 0.027, independientemente del esfuerzo de recaptura. Los valores de recaptura anuales para los individuos de dos años ( $p_{a2}$ ) fueron de  $0.281 \pm 0.027$ ,  $0.377 \pm 0.039$  y  $0.483 \pm 0.053$ , dependiendo del esfuerzo de recaptura. Para los individuos de tres años en adelante, la recaptura ( $p_{a3}$ ) fue de  $0.556 \pm 0.028$ ,  $0.66 \pm 0.038$ , y  $0.751 \pm 0.043$ . Finalmente, los valores de recaptura fueron más altos para el grupo de individuos capturados como adultos ( $0.739 \pm 0.017$ ,  $0.814 \pm 0.019$  y  $0.872 \pm 0.021$ ), aunque menores que las de los individuos territoriales (S-3;  $p = 0.939 \pm 0.018$ ), que además fueron constantes.

### *Supervivencia*

#### *Estructura por edades*

Para el grupo S-1, la mejor estructura de edad incluyó cinco grupos de edad con un único valor para los dos primeros años, otro para el tercero y el cuarto y otro para los individuos de cinco años en adelante (anillas finas:  $\phi_{a1-a2} = 0.701 \pm 0.029$ ,  $\phi_{a3-a4} = 0.774 \pm 0.022$ , y  $\phi_{a \geq 5} = 0.598 \pm 0.043$ ; anillas gruesas:  $\phi_{a1-a2} = 0.772 \pm 0.014$ ,  $\phi_{a3-a4} = 0.825 \pm 0.009$ , y  $\phi_{a \geq 5} = 0.672 \pm 0.031$ ; modelo 1; tabla 2). El segundo mejor modelo incluyó un grupo de edad adicional respecto al modelo 1 indicando que los individuos de cinco años sobreviven peor que los individuos de seis o más años (modelo 2; tabla

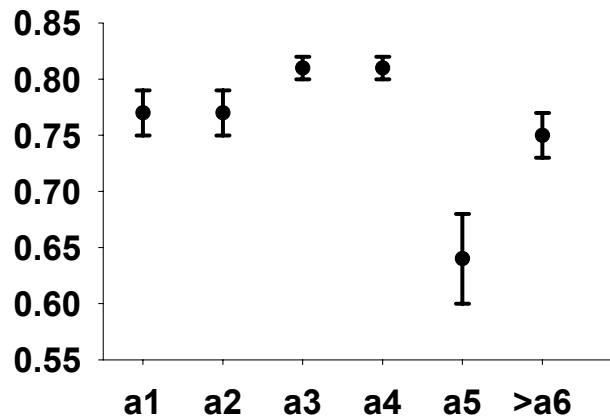
**Tabla 2.** Modelos para la supervivencia, a partir de un modelo con recaptura  $p_{a3+e}$ , de los pollos volantes capturados en nido (S-1), incluyendo los efectos de las características individuales y del territorio natal. Los modelos aparecen en orden según su valor de AICc.

	Modelo	AICc	$\Delta$ AICc	N.P.	Varianza
1	$\phi_{a5} (a1 = a2, a3 = a4) + r$	2305.388	0	8	2389.262
2	$\phi_{a5} (a1 = a2, a3 = a4) + qnl + r$	2306.24	0.852	9	2388.084
3	$\phi_{a5} (a1 = a2, a3 = a4) + bc + r$	2306.471	1.083	9	2388.314
4	$\phi_{a6} (a1 = a2, a3 = a4) + r$	2306.944	1.556	9	2388.787
5	$\phi_{a5} (a1 = a2, a3 = a4) + qnc + r$	2307.277	1.889	9	2289.12
6	$\phi_{a5} (a1 = a2, a3 = a4) + or1 = or2 + r$	2307.386	1.998	9	2289.229
7	$\phi_{a5} (a1 = a2, a3 = a4) + d + r$	2307.394	2.006	9	2289.237
8	$\phi_{a6} (a1 = a2) + r$	2307.768	2.38	10	2287.576
9	$\phi_{a6} + r$	2309.07	3.682	11	2286.84
10	$\phi_{a3} (a1 = a2) + r$	2314.294	8.906	7	2300.197
11	$\phi_{a6} * r$	2318.175	12.787	16	2285.698

2). En este modelo, que sigue la misma tendencia general que el anterior, la supervivencia se incrementó desde el grupo de edad 1-2 años al de 3-4 años para descender a la edad de 5 y recobrase de seis años en adelante. Cuando se incrementó el tamaño de la muestra incluyendo inmaduros y adultos capturados con red (S-2), este último modelo resultó el mejor desde el punto de vista de la supervivencia (modelo 13; tabla 3; Fig.3). Es decir, los valores de supervivencia

subieron hasta los cuatro años, para descender en los individuos de 5 y recuperarse parcialmente a partir de los 6 (anillas finas:  $\phi_{a1-a2} = 0.73 \pm 0.02$ ,  $\phi_{a3-a4} = 0.78 \pm 0.03$ ,  $\phi_{a5} = 0.60 \pm 0.05$  y  $\phi_{a6} = 0.72 \pm 0.03$ ; anillas gruesas:  $\phi_{a1-a2} = 0.77 \pm 0.02$ ,  $\phi_{a3-a4} = 0.81 \pm 0.01$ ,  $\phi_{a5} = 0.64 \pm 0.04$  y  $\phi_{a \geq 6} = 0.75 \pm 0.02$ ). El siguiente mejor modelo siguió el

mismo, pero incluyendo valores distintos para los individuos de tres y cuatro años (modelo 17; tabla 3).



**Figura 3.** Tasas de supervivencia de los individuos según la edad de acuerdo a un modelo con 6 clases de edad y recaptura  $p_{(a3,g5)} + e$  (modelo 13, tabla 3). Solo se reflejan los valores de los individuos de anilla amarilla (sin pérdida de anillas).

### *Covariables individuales y calidad del territorio*

El efecto del sexo se evaluó con una muestra reducida que incluía las aves sexadas por técnicas moleculares ( $n = 436$ ). El modelo que incluyó el efecto del sexo fue 2.2 puntos de AICc peor que el modelo general sin este efecto. Además, las pequeñas diferencias en la supervivencia entre sexos predichas por el modelo (solo un 1% menor para las hembras) sugieren que su efecto real sobre la supervivencia, si existe, es muy poco acusado. En consecuencia, analizamos el resto de covariables individuales sobre la base del grupo muestral S-1 sin tener en cuenta variaciones sexuales.

Ninguno de los modelos en los que incluimos las covariables individuales (fecha de eclosión, orden de eclosión en la puesta, condición física; modelos 3, 5, 6 y 7, tabla 2) o de calidad del territorio natal (medido anualmente o a largo plazo; modelos 2 y 6, tabla 2) mejoraron el modelo general.

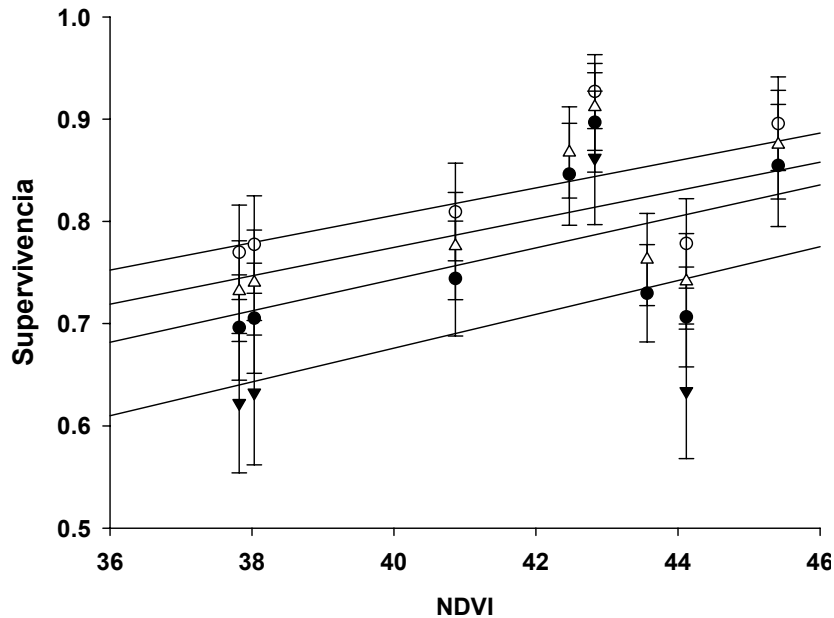
**Tabla 3.** Modelos para la supervivencia utilizando la base de datos completa (S-2), incluyendo los efectos de los factores ambientales y la presión humana. Modelado a partir de un modelo con recaptura  $p_{(a3,g5)} + e$ . Los modelos aparecen por orden según su AICc.

Modelo	AICc	$\Delta$ AICc	N.P.	Varianza
12 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4) + ndvi + r$	4077.91	0	11	1738.191
13 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4) + r$	4087.69	9.777	11	1749.996
14 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4) + po + r$	4088.39	10.476	11	1748.667
15 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4)^* po + r$	4088.64	10.723	14	1742.816
16 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4) + bs + r$	4088.61	10.692	11	1748.882
17 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2) + r$	4088.87	10.954	11	1749.145
18 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4, g5) + r$	4089.49	11.573	11	1749.764
19 <i>phi</i> $a5 (a1 = a2, a3 = a4) + r$	4090	12.084	9	1754.327
20 <i>phi</i> $a5 (a1 = a2, a3 = a4, g5) + r$	4090.08	12.17	10	1752.389
21 <i>phi</i> $a3 (a1 = a2) + r$	4092.45	14.539	8	1758.804
22 <i>phi</i> $a3 (a1 = a2, g5) + r$	4094.30	16.390	9	1758.633
23 <i>phi</i> $a6 (a1 = a2, a3 = a4)^* ndvi + r$	4193.56	115.64	14	1847.734

### *Factores ambientales y persecución humana*

Cuando se analizó el efecto de los factores ambientales y los derivados de la influencia humana (venenos), el mejor modelo incluyó un efecto aditivo de la productividad primaria en los cuarteles de invernada en África (NDVI) (modelo 12; tabla 3). Según este modelo, la supervivencia sería mayor en años de mayor producción primaria ( $\beta_{ndvi} = 0.082 \pm 0.002$ ) en todas las clases de edad (fig.4). Los modelos que incluyeron otras variables como la calidad del año en la zona de cría o

los valores de envenenamiento (modelos 14, 15 y 16, tabla 3) fueron peores que este modelo y que el general (modelo 13; tabla 3).



**Figura 4.** Efecto del NDVI en las tasas de supervivencia de los alimoches de 1-2 (círculos negros), 3-4 (triángulos blancos), 5 (triángulos negros) y más de 6 años (círculos blancos). Para simplificar se muestran los valores del modelo ( $\pm$  SE) de supervivencia con variación temporal sin constreñir por NDVI ( $\phi_{ia6(a1 = a2, a3 = a4)} + t + r \phi_{(a3,g5)} + e$ ) y eliminando el último año en el que no se puede distinguir entre supervivencia y recaptura.

#### *Supervivencia de adultos reproductores*

El mejor modelo de supervivencia incluyó los efectos aditivos de las condiciones en las áreas de invernada ( $\beta_{ndvi} = 0.21 \pm 0.06$ ) y la calidad del territorio regentado por el adulto ( $\beta_{qb} = 0.42 \pm 0.19$ ); modelo 24, tabla 4). Las estimas proporcionadas por este modelo arrojaron valores de supervivencia anual entre  $0.94 \pm 0.15$  y  $0.71 \pm 0.47$  para los años de alta y baja productividad primaria en África, aunque además debería variar dentro de cada año en función de la calidad del territorio.

**Tabla 4.** Modelos para la supervivencia para los adultos reproductores (S-3). Los modelos, que aparecen en orden según su valor de AICc, se han realizado con el término de recaptura constante.

Modelo	AICc	$\Delta$ AICc	N.Par.	Deviance
24 $\phi_{ndvi + qb}$	316.654	0	4	308.498
25 $\phi_{ndvi}$	319.649	2.995	3	313.555
26 $\phi_{ndvi * qb}$	320.562	3.908	5	312.597
27 $\phi_{bs}$	326.377	9.723	3	320.284
28 $\phi$	326.546	9.892	2	322.499
29 $\phi_{qb}$	327.152	10.498	3	321.058
30 $\phi_{po}$	327.849	11.195	3	321.755

## DISCUSIÓN

### *Estructuración por edad en la supervivencia*

Nuestros resultados, en concordancia con la estrategia de vida de la especie, indican la existencia de cuatro grupos de edad con supervivencia diferenciada: 1-2 años (juveniles), 3-4 años (inmaduros), adultos no reproductores de cinco o más años y, finalmente, los adultos reproductores. Esta variación no viene condicionada por la mayor fuente de sesgo metodológico que existe en nuestro estudio y que aparece ligada a la pérdida de anillas plásticas de bajo grosor. De hecho, las estimas derivadas de los grupos de datos de aves anilladas con ambos tipos de anillas fueron paralelas aún a pesar de que las tasas de supervivencia reales se vieron reducidas (aproximadamente 9 % y 5 % para los grupos de datos S-1 y S-2, respectivamente). Es de

notar que estos valores están cerca del mínimo del 6% estimado por nosotros directamente en el campo mediante el seguimiento de aves anilladas que regentaban territorios de manera estable.

Debido a que los alimoches no regresan a Europa hasta su segundo año de vida (confirmado por los valores de recaptura de aves de un año), con nuestros datos es imposible diferenciar la supervivencia de los individuos en sus dos primeros años. Sin embargo, evidencias provenientes del marcaje de aves con emisores de transmisión vía satélite parecen indicar que la mayor parte de la mortalidad se produce en la primera fase tras el abandono del nido, tal y como ocurre en otras especies (Loery y cols. 1987, Ricklefs 1973). De 11 pollos marcados con emisores de seguimiento vía satélite en la península, 4 (el 36%) han muerto durante el primer viaje (uno de ellos todavía en Cádiz, poco después de volar), y los otros al cruzar el Sahara. Por el contrario, ninguna de las aves inmaduras ( $n = 5$ ) o adultas ( $n = 3$ ) marcadas murió en la migración otoñal siguiente a la colocación del emisor (Donázar com. pers.).

Aunque, en líneas generales, nuestras estimas de supervivencia en relación a la edad siguen un patrón ascendente, tal y como propusimos en la primera predicción en la introducción, existe un notable descenso (18 %) en los individuos de cinco años. Este resultado puede estar motivado por varios factores no excluyentes. Primero, podría haber un costo asociado a hacerse adulto, ya que las aves que se acercan a su primera reproducción (a partir de los 5 años -media 6.5- en la población objeto de estudio) deberían cambiar su patrón de



movimientos en busca de un territorio para asentarse. Datos inéditos de alimoches marcados con emisores convencionales muestran que estas aves reducen su frecuencia de estancia en dormideros comunales y también el uso de las fuentes de alimento predecible asociadas (Donázar y cols. inédito). Esto puede dar lugar a una mayor dependencia de recursos tróficos no predecibles, como carroñas de pequeños animales, lo que les haría más susceptibles a envenenamientos. Además, al moverse por áreas poco conocidas, se incrementaría el riesgo de muerte accidental (por ejemplo, choques con tendidos eléctricos o aerogeneradores). En este sentido, en varias especies de insectos, mamíferos y aves se ha detectado un mayor riesgo de mortalidad de los individuos al dispersarse a zonas desconocidas o a través de matrices hostiles (Harris y Trehwella 1988, Ferreras y cols. 2004, Yoder y cols. 2004, Schtickzelle y cols. 2006, Smith y Batzli 2006). Segundo, durante la fase de dispersión los individuos probablemente cambian su estatus social. En especies con una importante vida social, las jerarquías se suelen establecer por dominancia, muchas veces ligada a la edad (Donázar y cols. 1999, Senar y Camerino 1998), con interacciones más violentas entre individuos con estatus similar (Conover y cols. 2000, Berggren y cols. 2004). En este sentido, los individuos que acaban de adquirir el plumaje de adulto (5 años) podrían sufrir mayores niveles de agresión por parte de otros adultos más experimentados al atravesar sus territorios, incrementándose la probabilidad de sufrir heridas que podrían incluso provocar la muerte. Por último, parte de esta diferencia

en la supervivencia podría ser consecuencia de la imposibilidad de separar mortalidad de dispersión con el tipo de modelado que hemos utilizado (Lebreton y cols. 1992). Así, dispersiones a larga distancia de aves nacidas en la población o marcaje de individuos en paso, provenientes de otras poblaciones, podrían reducir de manera artificial los valores de supervivencia. La población objeto de estudio está rodeada por áreas montañosas que congregan más de 100 parejas de alimoche y, si bien en estas zonas no se han detectado aves marcadas, la búsqueda ha sido menos intensiva que en el área central de trabajo, por lo que esta posibilidad no puede descartarse totalmente.

Las mismas argumentaciones hasta ahora expuestas podrían explicar porqué la supervivencia de los adultos reproductores es la mayor observada dentro de la población objeto de estudio. Es obvio que, aparte de la no existencia de sesgos debidos a aves divagantes y dispersiones de larga distancia, la ocupación continuada de un territorio confiere a los adultos reproductores un mayor conocimiento de las zonas por las que se mueven, aumentando la eficiencia en la búsqueda de alimento y reduciendo los riesgos de muerte (Watson 1985, Yoder y cols. 2004).

### *Factores que afectan a la probabilidad de supervivencia del alimoche*

#### *Características Individuales*

No hemos encontrado evidencias claras de que determinadas características individuales como el sexo, la fecha de nacimiento, el orden de nacimiento dentro de una pollada, la calidad del territorio

natal o la condición física de los pollos volantones tengan efectos marcados sobre la supervivencia. Esto podría ser debido a que el alimoche es una especie de larga vida que presenta una estrategia reproductora conservadora, en la que las inversiones en la prole sólo se producen cuando existen condiciones para el desarrollo óptimo de los pollos (Simmons 1997). Por otro lado, y no independientemente de lo anterior, algunos de estos factores pueden operar en edades tempranas del desarrollo e, incluso, durante la incubación (Donázar y Ceballos 1989, Donázar 1993) dando lugar a que sólo sobrevivan hasta la edad de marcaje pollos de buena calidad. Finalmente, y conectando con lo anterior, si la selección opera sobre un bajo número de individuos de baja calidad situados en la cola de las distribuciones, podría ser necesario un tamaño de muestra muy amplio para poder llegar a detectar efectos significativos (Tavecchia et al. 2001).

#### *Características del territorio*

Nuestros resultados muestran que la calidad del territorio en el que un individuo se recluta como reproductor tiene una importancia crítica en sus posibilidades de supervivencia. Este resultado podría ser en parte consecuencia de que en los territorios con más mortalidad existe, obviamente, una menor productividad (Mañosa y Real 2001, Capítulo 2). Pero, además, una renovación constante de los individuos reproductores implica que estos territorios están regentados frecuentemente por individuos sin experiencia reproductora lo que por sí mismo afecta a la productividad (Carrete y cols. 2006a, Capítulo 2).

Hemos tratado de minimizar el posible efecto de la mortalidad en la estima de calidad excluyendo aquellos años y territorios en que conocimos casos de mortalidad entre los adultos que lo regentaban. Incluso de una forma conservadora, hemos considerado - aunque no tuviéramos ninguna evidencia directa- que los fracasos previos a la extinción de un territorio también eran debidos a mortalidad (Capítulo 2). Sin embargo, como ya hemos visto en el Capítulo 2, todo parece indicar que aún esta aproximación conservadora subestima el efecto de la mortalidad de origen antropogénico en la productividad, lo que puede indicar la existencia de una heterogeneidad en la calidad de los territorios debida, de forma importante, a una mortalidad diferencial (Carrete y cols. 2006a). Independientemente del efecto antropogénico, existe una heterogeneidad de la calidad del hábitat que rodea los territorios en esta especie (Capítulos 1 y 2). En este, podemos suponer que los costes asociados a la reproducción pueden ser muy altos para los individuos (posiblemente de baja calidad; Rodenhouse y cols. 1997) que regentan territorios de baja calidad, lo cual podría tener repercusiones sobre la reproducción futura (Hanssen y cols. 2005) y la probabilidad de supervivencia de estos adultos (Golet y cols. 1998, Oro y Furness 2002, Davis y cols. 2005). Por lo tanto, no podemos descartar la existencia de efectos derivados de la calidad intrínseca del territorio.

En definitiva, el efecto positivo de la calidad del territorio en la supervivencia sugiere que las poblaciones de alimoche podrían estar fuertemente estructuradas, funcionando como sistemas de fuentes y sumideros a escala del territorio (Carrete y cols. 2006a), con lugares de

buena calidad, productivos y con alta supervivencia (fuentes) y territorios de mala calidad, poco productivos y con una alta tasa de renovación (sumideros).

### *Condicionantes ecológicos*

Nuestro resultado más señalado es la detección de un efecto importante de las condiciones en las áreas de invernada africanas sobre la supervivencia del alimoche. Efectos similares se han puesto de manifiesto para otros migradores trans-saharianos del Paleártico, como las cigüeñas blancas (*Ciconia ciconia*) o los aviones zapadores (*Riparia riparia*), ambas especies muy ligadas a ambientes húmedos (Szèp 1995, Schaub y cols. 2005). En el caso del alimoche, el efecto positivo en la supervivencia de la productividad primaria podría estar ligado a la disponibilidad de recursos tróficos dado que el NDVI parece reflejar indirectamente la disponibilidad de consumidores primarios (herbívoros) (Todd y cols. 2002; Schaub y cols. 2005). Los análisis de egagrópilas revelan que la alimentación del alimoche en el Sahel se basa principalmente en carroñas de ganado doméstico (mayoritariamente oveja y cabra) y, en menor medida, en presas salvajes (Donázar com. pers.). No obstante, estas últimas pueden suponer una parte muy importante de la dieta en años más húmedos y, en cualquier caso, aparecen infra-representadas en las regurgitaciones (Donázar 1993). La importancia de las carroñas de pequeños animales en la dieta de los grandes buitres parece ser mucho mayor de lo que tradicionalmente se ha creído, y probablemente responde a necesidades cualitativas de

nutrientes (Carrete y Donázar 2005). De este modo, el alimoche podría encontrar una disponibilidad de alimento de alta calidad en años húmedos, independientemente de que la disponibilidad de ganado sea siempre alta en la zona (Donázar com. pers.). Por otro lado, no se debe descartar que en años secos los alimoches realicen desplazamientos hacia el sur (Senegal y Malí) en busca de estas presas, como parecen confirmar los individuos marcados con emisores de satélite (Donázar com. pers.). En estas zonas del sur del Sahel la persecución humana directa (caza para obtener alimento) e indirecta (uso de venenos contra predadores) es mucho más acusada que en áreas más secas del norte (Babacar N'Dao y M. Terrase com. pers.). De hecho, en todo el oeste de África se ha registrado en las últimas décadas un importante declive de las poblaciones de aves carroñeras asociado a este tipo de persecución (Rondeau y Thiollay 2004).

No hemos detectado ningún efecto de las condiciones ecológicas en el área de cría en la supervivencia de los alimoches. Si bien es cierto que cabría esperar que el éxito reproductor en un año determinado indicara si las condiciones ecológicas con las que se han enfrentado los individuos han sido buenas o malas, éste parámetro puede estar oscurecido por otros factores, especialmente de origen antropogénico, como parece ser el caso de la población estudiada (ver Capítulo 2).

#### *Efectos derivados de la persecución humana*

No se ha detectado una influencia relevante del uso de venenos en las tasas de supervivencia. De hecho, el modelo que incluyó el efecto del

veneno resultó ser peor que el modelo general. Además, la estima del parámetro indicó una tendencia contraria a la esperada ( $\beta = 0.086 \pm 0.021$ ). Este resultado es contra intuitivo dado que es bien conocido que el uso de cebos envenenados es la principal amenaza para la especie en España (del Moral y Martí 2002, Capítulos 1 y 2) y en general en todo el área circunmediterránea (Levy 1996). En nuestra zona de estudio conocemos 42 casos de alimoches envenenados desde 1990 (WWF-ADENA, C.R. La Alfranca-DGA, Gobierno de Navarra, obs. pers.) y la aparición de venenos llega a explicar patrones de desaparición de territorios a escalas geográficas muy dispares (Capítulos 1 y 2). Por otra parte, existe una coincidencia temporal entre el inicio del fuerte declive de la población y el comienzo en el uso de venenos a raíz de la irrupción en el área de estudio de la enfermedad hemorrágica del conejo (Capítulos 1 y 2). Por lo tanto, la no detección del efecto del veneno en la supervivencia de los individuos puede deberse a que las variables que lo evalúan no sean adecuadas para reflejar la variabilidad interanual en la incidencia del uso de tóxicos. Así, por ejemplo, es muy probable que el aumento en el número de casos de veneno registrados en los últimos años esté indicando sobre todo una mayor persecución de estas actividades ilegales y/o una mayor concienciación pública que conduce a denuncias y a esfuerzos por parte de las Administraciones (Couto y cols. 2005).

### *Conclusiones*

Nuestros resultados sugieren que, en especies longevas con madurez sexual diferida y en presencia de heterogeneidad en sus territorios de cría, el periodo de dispersión de los individuos justo antes de la incorporación a la población reproductora y la selección de un territorio de cría adecuado es crítico para su eficacia biológica. En estas especies, el periodo de búsqueda de territorio y pareja, con la exploración de zonas desconocidas y la intrusión en territorios de coespecíficos, podría actuar como un filtro selectivo sobre los individuos no reproductores, de forma similar al sufrido por los juveniles en el periodo posterior al abandono del territorio natal (Greenwod 1980, Yoder y cols. 2004). El elevado costo en mortalidad asociado a este periodo sugiere la conveniencia de reclutarse como reproductor en un territorio lo antes posible. Sin embargo, la incorporación a un territorio de cría de buena o baja calidad determinaría las probabilidades de reproducirse con éxito y de sobrevivir hasta el año siguiente, por lo que a los individuos les interesa adquirir un territorio de calidad (Ens y cols. 1995). La relación entre estas fuerzas selectivas enfrentadas, posiblemente determine los patrones de edad en la incorporación a la población reproductora en estas especies (Ens y cols. 1995, Del Hoyo y cols. 1994, datos propios).

Por otra parte, hemos encontrado un marcado efecto positivo de la productividad primaria en las zonas de invernada sobre la supervivencia del alimoche. Cada vez son más los trabajos en los que se detecta un efecto de las condiciones climáticas en las zonas de



invernada en la supervivencia de especies migradoras (ver por ejemplo, Szép 1995, Schaub y cols. 2005, este Capítulo). Recientemente se ha puesto de manifiesto que, de forma general, las especies migradoras que pasan el invierno al Sur del Sahara, especialmente en zonas áridas, han sufrido un declive mucho mayor que especies muy similares pero residentes o migradoras de corta distancia (Sanderson y cols. 2006). Sin embargo, no está tan claro cuáles son los factores que podrían estar detrás de este declive, ni donde actúan. El declive en las poblaciones de alimoche está en parte ligado a sus zonas de cría (del Moral y Martí 2002, Capítulo 1), aunque su declive poblacional ya había comenzado antes de la brusca irrupción del veneno en éstas (Capítulo 1, Perea y cols. 1989). La marcada relación detectada en este trabajo entre la supervivencia y las condiciones ecológicas que los individuos experimentan en sus zonas de invernada sugieren un posible efecto a largo plazo de estas condiciones sobre las poblaciones de alimoche. En este sentido, cabe destacar que la década de los 80, cuando las condiciones de sequía en la zona del Sahel fueron muy duras, coincide con el declive más marcado en muchas de las especies migradoras europeas (Sanderson y cols. 2006).

Los resultados de este y otros trabajos (Szép 1995, Schaub y cols. 2005, Sanderson y cols. 2006), unidos a la incertidumbre sobre los posibles cambios que pueden experimentar las zonas de invernada de muchas especies europeas debido al cambio climático (Held y cols. 2005), demuestran la necesidad urgente de profundizar en el conocimiento de los limitantes a los que se enfrentan las especies de

Condicionantes de la supervivencia

aves migradoras europeas en sus zonas de invernada africana Newton  
2004, Sanderson y cols. 2006).

## **CAPÍTULO 4**



**Composición y resistencia a antibióticos de  
las bacterias de la microflora de la cloaca en  
el alimoche: papel de la intensificación de la  
ganadería**



**COMPOSICIÓN Y RESISTENCIA A ANTIBIÓTICOS DE LAS BACTERIAS DE LA  
MICROFLORA DE LA CLOACA EN EL ALIMOCHE: PAPEL DE LA INTENSIFICACIÓN DE  
LA GANADERÍA**

**INTRODUCCIÓN**

Las enfermedades infecciosas emergentes de la fauna salvaje están cobrando cada vez más relevancia debido a que la creciente intrusión de los seres humanos en los hábitats naturales se está traduciendo de igual modo en un incremento en enfermedades emergentes y recurrentes en esta especie (Daszak y cols. 2000, Friend y cols. 2001, Bengis y cols. 2004). La progresiva transformación del planeta hace que cada vez sean mayores las probabilidades de contacto entre el hombre, su ganado y la fauna salvaje. Sin embargo, poco es lo que se sabe de la dinámica de estas interacciones como factor determinante del desarrollo de resistencia a antibióticos en las bacterias, y del papel que juega a su vez esta resistencia como componente de las enfermedades emergentes.

La intensificación de los sistemas de manejo y producción de ganado doméstico se apoya cada vez más en el uso de agentes antibacterianos y otros fármacos para mitigar el incremento de enfermedades que se da debido a las condiciones de producción de ganado que incluye un rápido crecimiento y una alta concentración de cabezas (McEwen y Fedorka-Cray 2002). Los antibióticos son además utilizados de forma intensiva como promotores del crecimiento de las

reses y para la profilaxis, incluso en ausencia de enfermedades (Angulo y cols. 2004, Mølbak 2004). Estas prácticas están asociadas con niveles crecientes de resistencia de las bacterias a los antibióticos (Mateu y Martín 2001, O'Brien 2002), un factor considerado por la Organización Mundial de la Salud (WHO) como uno de los mayores problemas en sanidad humana y animal (Angulo y cols. 2004, Mølbak 2004). Las posibles consecuencias para los seres humanos de este uso intensivo de antibióticos en el ganado, incluyen un incremento en la resistencia de las bacterias patógenas o comensales a estos productos, lo cual generaría una mayor severidad en las enfermedades e incluso una mayor mortalidad (Swartz 2002, Travers y Barza 2002, Mølbak 2004).

La fauna salvaje puede estar sufriendo unos efectos similares, especialmente en las cercanías de granjas, basureros o muladares, donde pueden entrar en contacto con el ganado y sus restos. Por todo ello, se ha recomendado evitar el uso de antibióticos y otro tipo de fármacos como promotores del crecimiento, especialmente de aquellos agentes también utilizados como medicamentos en el hombre (WHO 1999). Varios países europeos han prohibido o reducido el uso de estos agentes antimicrobianos en la industria avícola y porcina. La temida pérdida de competitividad de estos productos no se ha producido (Grecko 1999, Sorensen y cols 2002), pero sin embargo sí que se ha reducido el grado de resistencia de las bacterias a los antibióticos tanto en animales, como en los productos alimenticios y en los seres humanos (Pantosti y cols. 1999, Aarestrup y cols. 2001).

El incremento en el número de cepas bacterianas resistentes a antibióticos y su propagación, prácticamente no se han estudiado en animales salvajes, a pesar de la importancia de estos animales como posible fuente de enfermedades emergentes en humanos (Woolhouse 2002). Hay que destacar que el incremento en el número de cepas bacterianas resistentes a antibióticos existentes en el medio no es sólo un peligro para la salud humana, sino que podría ser un riesgo importante para la fauna. Las aves carroñeras, como los buitres, destacan entre otras especies animales por su dependencia del ganado doméstico. Estas aves utilizan de forma generalizada los muladares tanto en la Europa mediterránea como en Asia (Donázar 1992, Donázar y cols. 1997). Los muladares y otros puntos donde se arrojan restos de animales domésticos, se han convertido en una de las piezas fundamentales en las estrategias de conservación de estas especies en los países desarrollados debido al declive generalizado de sus presas naturales (Donázar y cols 1997). Además los cambios producidos en las prácticas ganaderas y sanitarias, han reducido drásticamente una de las fuentes tradicionales de alimento en las poblaciones de carroñeros de la zona mediterránea, la disponibilidad de restos de ganado extensivo, especialmente tras la crisis desatada por la encefalopatía espongiforme bovina (Donázar y cols. 1997, Tella 2001).

España mantiene el grueso de las poblaciones de aves carroñeras de Europa (Donázar y cols. 1997). La reciente escasez en la disponibilidad de carroñas de ganado extensivo en el campo, posiblemente esté forzando a las aves carroñeras a utilizar cada vez de

forma más intensiva los muladares. Sin embargo, en muchos de estos enclaves el grueso de las carroñas disponibles proviene de ganado intensivo estabulado, especialmente porcino y avícola. Es también en estas explotaciones donde se usan de forma generalizada antibióticos y otros fármacos para fomentar el crecimiento del ganado. En el ganado destinado a consumo humano, se determinan unos tiempos de supresión de cara a garantizar que los antibióticos que se le han suministrado al ganado han desaparecido cuando los productos llegan al consumidor (McEwen y Fedorka-Cray 2002). Sin embargo, estos periodos, no se aplican en los restos que se destinan a los muladares. Los posibles efectos en la salud y la supervivencia de las aves carroñeras debidos al consumo de carroña con altos niveles de medicamentos, puede incluir la intoxicación directa (Green y cols. 2004, Shultz y cols. 2004), adquisición de bacterias con resistencia a antibióticos (McEwen y Fedorka-Cray 2002) y la alteración de la flora natural debido a la adquisición de flora transitoria, incluyendo bacterias patogénicas (Winsor y cols. 1981, Rodrigues y cols. 2003).

En este trabajo se ha analizado la composición, riqueza y prevalencia de la flora bacteriana en pollos volantones y adultos de alimoche (*Neophron percnopterus*) en cuatro poblaciones que diferían en cuanto a la importancia del ganado de origen intensivo (estabulado) como fuente de alimento; y por lo tanto presumiblemente con distinto grado de exposición a antibióticos y otros fármacos. El principal objetivo de este capítulo fue evaluar si el distinto grado de intensificación ganadera afectó a la prevalencia de bacterias resistentes a doce



antibióticos utilizados normalmente en ganadería y medicina humana. Además se ha testado la hipótesis de que la resistencia de las bacterias de la microflora del intestino del alimoche puede ser adquirida de bacterias ya resistentes presentes en la carroña de ganado estabulado tratado con antibióticos. Estas hipótesis se han evaluado mediante dos vías: a) analizando la relación entre el consumo de carroña de ganado estabulado y el grado de resistencia de las bacterias a los antibióticos *in vitro* en cada área, y b) comparando la resistencia a antibióticos de bacterias de la flora presentes en ganado y alimoches frente a la resistencia a antibióticos de *Staphylococcus epidermidis*. Esta bacteria en particular, fue seleccionada como un indicador representativo de flora transitoria adquirida a través del consumo de presas naturales, específicamente de la piel y el intestino de conejos silvestres europeos (*Oryctolagus cuniculus*; Langan y O'Rourke 2000), principal presa salvaje del alimoche en el Mediterráneo europeo (Tella 1991, Donázar y Ceballos 1988a, Donázar 1993). Sería esperable que, en condiciones naturales, la resistencia a antibióticos de esta bacteria fuera baja (Livermore y cols. 2001). Por lo tanto, se podría predecir que: a) se espera encontrar una relación positiva entre el consumo de carroña de ganado estabulado en régimen intensivo y el grado de resistencia de las bacterias a antibióticos en cada área y b) que si la presencia de bacterias resistentes a antibióticos en la flora del alimoche se debe a que ingiere estas bacterias resistentes junto con el ganado medicado, se debería encontrar una menor susceptibilidad a los antibióticos en las bacterias de la flora normal que en *Staphylococcus epidermidis*.

## **MÉTODOS**

### *Especie estudiada*

El alimoche es un buitre de mediano tamaño que habita en ambientes áridos y abruptos de la cuenca mediterránea, África y Asia. Las poblaciones continentales europeas son migradoras, teniendo sus cuarteles de invernada en el África subsahariana; por el contrario, las poblaciones insulares del Mediterráneo y Macaronesia son sedentarias (Cramp y Simmons 1980, Donázar 1993). Esta especie ha sufrido un severo declive en las últimas décadas en gran parte de su área de distribución mediterránea atribuida principalmente a la persecución ilegal a través del uso de veneno, las alteraciones del hábitat y una disminución en la disponibilidad de alimento (Donázar 2004, capítulo 1). La principal fuente de alimento son los cadáveres de animales silvestres de pequeño y mediano tamaño, las carroñas de ganado, y una proporción variable de heces de ungulados y de otros animales (Donázar 1993, Negro y cols. 2002). Estas fuentes de alimentación hacen del alimoche un potencial reservorio, e incluso dispersante a largas distancias, de patógenos.

### *Áreas de estudio y caracterización de la dieta*

Este estudio fue realizado en cuatro áreas representativas del hábitat utilizado por la especie en España. Tres de las áreas se situaron

en la Península Ibérica (zona media del Valle del Ebro, Segovia y Cádiz) y la cuarta en Fuerteventura (Islas Canarias). El tramo medio del Valle del Ebro es una zona árida en el norte de España (provincias de Zaragoza, Navarra y Huesca) donde los alimoches mantienen una población relativamente abundante (cerca de 100 parejas reproductoras). Allí los alimoches se alimentan principalmente de presas salvajes, y de ganado extensivo e intensivo cuyos cadáveres quedan dispersos en el campo o se concentran en muladares y basureros (Donázar y Ceballos 1988a, Tella 1991, Donázar 1993). La población de la provincia de Segovia (en el centro de España) mantiene una población de unas 25 parejas reproductoras que se alimentan principalmente de carroñas de ganado intensivo, especialmente porcino, así como de forma secundaria de presas salvajes, principalmente aves (G. Blanco com. pers.). La población de Cádiz (sur de España) se compone de unas 23 parejas reproductoras cuya dieta se basa principalmente en presas salvajes, especialmente conejo, y de ganado (cabras) mantenido en régimen extensivo (Benítez y cols. 2003). Fuerteventura es la isla más cercana al continente africano (100km) del archipiélago canario. Esta isla mantiene la práctica totalidad de las parejas reproductoras que quedan en este archipiélago, unas 23-24 parejas y una población total estimada de unos 130 individuos (Donázar y cols. 2002). Las aves se alimentan principalmente de conejos y palomas asilvestradas (*Columba livia*), y de carroñas de cabras domésticas mantenidas tanto en régimen intensivo como extensivo (Medina 1999).

El grado de intensificación en las prácticas ganaderas, y su influencia en la dieta de los alimoches fue analizada comparando la proporción de ganado mantenido en régimen exclusivamente intensivo (porcino, avícola y conejos domésticos) con la de presas salvajes y ganadería fundamentalmente extensiva (cabras y ovejas). Las muestras consideradas fueron los restos de alimentación encontrados en los nidos de las distintas poblaciones entre los años 2000 y 2004 (para Segovia sólo de éste último). Hemos excluido las heces de ganado como presas debido a la dificultad de cuantificarlas en relación a otros restos de alimento.

#### *Microflora de la cloaca*

Hemos muestreado la microflora bacteriana de la cloaca de los pollos volantones durante el mes de julio de 2004. Se descendió a los nidos cuando los pollos tenían entre 45-65 días de edad. Además se tomaron muestras de adultos y subadultos capturados con redes cañón en las cercanías de dormideros y territorios tanto en el Valle del Ebro como en Fuerteventura durante los meses de junio-julio de 2004 y enero de 2005 respectivamente. La microflora de la cloaca se muestreó con hisopos esterilizados que fueron posteriormente insertados en tubos con medio de transporte *Amies*. Las muestras fueron transportadas refrigeradas hasta el laboratorio en un plazo no superior a cinco días tras la toma de la muestra y fueron procesadas en los laboratorios en un lapso de una a dos horas. Tomamos muestras de 8

pollos volantones de Segovia, 12 de Cádiz, 11 del Valle del Ebro y 17 de Fuerteventura, además de 9 adultos e inmaduros del Valle del Ebro y 11 de Fuerteventura.

Se determinó la prevalencia de cada especie de bacteria (o género, para los casos en que la especie no fue identificada) en las áreas y periodos de muestreo y los valores obtenidos fueron comparados por medio de test de Fisher y test de la G. Cuando se realizaron comparaciones múltiples de la prevalencia de distintas especies o géneros de bacterias entre áreas y edades, se utilizó la corrección secuencial de Bonferroni para ajustar el nivel de significación y controlar el error de tipo I. Para determinar la existencia de diferencias en las comunidades de bacterias entre áreas calculamos la similitud en la composición de especies con el índice de Jaccard (Magurran 1988) para cada par de áreas usando el programa Estimates Version 7.5 (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>). Una vez obtenidos los índices para cada par de poblaciones se clasificó el grado de similitud (clustering), entre el conjunto de poblaciones utilizando el método de matriz de distancias UPGMA (*unweighted pair-group method with arithmetic mean*).

#### *Cultivo e identificación de la Microflora*

Para determinar la presencia de *Enterobacteriae*, las muestras se cultivaron en *sheep blood* agar al 5 %, chocolate agar, y McConkey agar, para evitar un crecimiento excesivo de *Proteus* sp. Las placas se

cultivaron a 37°C, tanto en condiciones atmosféricas normales como en condiciones microaerofilicas (10% CO<sub>2</sub>) durante 24 h. Todas las posibles colonias fueron después cultivadas en medios apropiados e identificadas a nivel de especie utilizando tiras de identificación multi-substrato (API20 E; Bio Merieux). No utilizamos medios anaerobios para cultivar *Clostridium* de cara a evitar la pérdida de otras especies de bacteria.

Para *Salmonella*, las muestras fueron cultivadas utilizando dos medios selectivos: *SM ID* agar (Bio Merieux) y *xylose-lysine-desoxycholate* (XLD) agar (Difco). Un procedimiento selectivo de enriquecimiento fue utilizado en las muestras de cloaca. El pre-enriquecimiento se realizó en un caldo de *peptone* (Difco) y subcultivado en un medio sólido *SM ID* agar y *XLD* agar. Las placas se incubaron a 37°C, tanto en condiciones atmosféricas normales como en condiciones microaerofilicas (10% CO<sub>2</sub>) durante 24 h, excepto en el caso del caldo de *peptone* que se cultivó a 37°C durante 16 h. La confirmación de la identificación de las especies de *Salmonella* se realizó utilizando métodos estándar (Holt y cols. 1994). El tipificado serológico de *Salmonella* se realizó en el Laboratorio Veterinario Central (Algete, Madrid, España).

#### *Análisis de la susceptibilidad a antibióticos*

El análisis de susceptibilidad y resistencia a antibióticos para todas las muestras aisladas se realizó por ensayo de difusión de disco.

Seleccionamos *Salmonella* sp., *Campylobacter*, sp., *Enterobacter cloacae*, *Enterobacter* sp., *Clostridium* sp., *Pseudomonas* sp., *Escherichia coli*, *Enterococcus faecalis*, *Enterococcus faecium*, debido a su potencial como patógenos y por su alta prevalencia (especialmente *E. coli*, *E. faecalis*, *E. faecium*) los que nos permitió testar la susceptibilidad a los antibióticos en un mayor número de individuos. Además, testamos la susceptibilidad a antibióticos en *S. Epidermidis* como potencial indicador de flora adquirida a través del consumo de conejos silvestres. Los inóculos de microorganismos fueron preparados a partir de cultivos de 24h. Las suspensiones de bacterias en medios normales salinos se ajustaron al estándar de turbidez Mc Farland nº 1. Para testar *Salmonella* sp., se utilizó *SMID* agar. Para el resto de Enterobacteriae, se utilizó McConkey agar.

Hemos analizado las susceptibilidad de estas bacterias a 12 antibióticos elegidos por ser utilizados tanto en seres humanos como en ganado (ciprofloxacina (CP), gentamicina (GN), enrofloxacina (EN), marbofloxacina (MA), amoxicilina (AX), amoxicilina-clavulanica (AC), ampicilina (AP), cefalexina (CE), lincomicina (LI), neomicina (NE), oxitetracyclina (OT), y penicilina G procain (PG)). Cada cepa aislada de bacteria fue clasificada como susceptible, intermedia o resistente, aunque finalmente las cepas intermedias fueron consideradas como susceptibles para ser conservadores simplificando a su vez los análisis. Todos los tests de resistencia se realizaron para cada una de las cepas aisladas (Apéndice 1) y fueron agrupadas para comparar el perfil de resistencia a antibióticos entre áreas. La afinidad cuantitativa en la

susceptibilidad ante antibióticos entre áreas se realizó mediante coeficientes de correlación de rangos de Spearman, comparando el porcentaje de cepas resistentes a cada antibiótico entre áreas.

A partir de aquí, nuevamente se utilizó el UPGMA como método de detección de similitudes entre los coeficientes de correlación de Spearman. La relación entre el número de antibióticos a los que cada cepa aislada de bacteria fue resistente (agrupando todas las especies de bacteria) y el consumo de carroña de ganado intensivo y extensivo se analizó con correlaciones de dos colas de Kendall, debido a la alta frecuencia de datos ligados (Zar 1984).

## **RESULTADOS**

### *Composición de la microflora*

La microflora de la cloaca de los alimoches estuvo compuesta de bacterias cosmopolitas del intestino, presentes habitualmente en su alimento, así como de bacterias asociadas con aguas residuales y lodos, y frecuentes en muladares y basureros (Tabla 1). La composición de la microflora de las cloacas de los pollos volantones de Segovia, Cádiz, y el Valle del Ebro fue similar como se desprende del hecho de que prácticamente la mitad de las especies aisladas (48.1%, n=27) fueron comunes a las tres áreas (Tabla 1). La composición de la microflora de los pollos volantones de Fuerteventura (Islas Canarias) fue diferente a la de los pollos volantones del continente, tal y como se desprende del hecho que sólo el 25% de las especies de bacterias halladas en esta

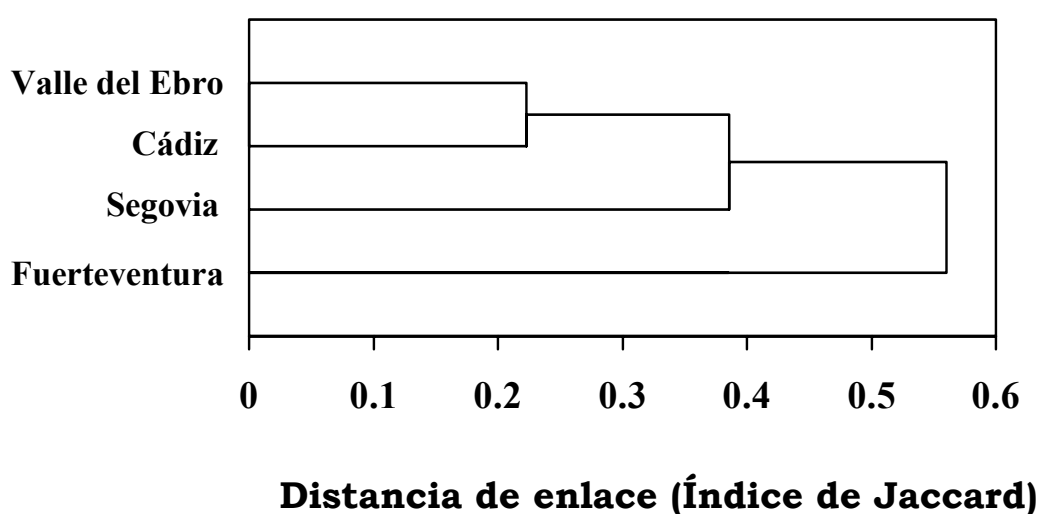


población (n=28) se encontraron también en las poblaciones peninsulares (Tabla 1). La composición de la microflora de los adultos y subadultos y de los pollos fue similar tanto en el Valle del Ebro como en Fuerteventura. Compartieron respectivamente el 72% (n=25) y el 70.6% (n=17) de las especies de bacteria (Tabla 1).

**Tabla 1.** Prevalencia de cada una de las especies de bacteria aisladas de la cloaca de alimoches en cuatro áreas de estudio (tres continentales y una insular) de España.

	Valle del Ebro		Segovia	Cádiz	Fuerteventura	
	pollos	Ad-inmaduros	Pollos	Pollos	Pollos	Ad-inmaduros
	n = 11	n = 9	n = 8	n = 12	n = 17	n = 11
Gram-negative bacteria						
<i>Salmonella sp</i>	9.1	0.0	25.0	8.3	29.4	45.5
<i>Campylobacter sp</i>	9.1	11.1	0.0	8.3	0.0	45.5
<i>Clostridium sp</i>	18.2	22.2	12.5	25.0	61.1	63.6
<i>Citrobacter sp</i>	18.2	0.0	0.0	8.3	17.6	36.4
<i>Citrobacter freundii</i>	0.0	0.0	0.0	8.3	11.8	0.0
<i>Enterobacter cloacae</i>	27.3	22.2	50.0	16.7	17.6	45.5
<i>Enterobacter sp</i>	27.3	55.6	25.0	8.3	0.0	0.0
<i>Escherichia coli</i>	81.8	88.9	62.5	66.7	70.6	90.9
<i>Hafnia alvei</i>	27.3	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0
<i>Klebsiella oxytoca</i>	9.1	11.1	25.0	0.0	0.0	0.0
<i>Klebsiella sp</i>	9.1	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0
<i>Morganella morganii</i>	0.0	0.0	12.5	8.3	0.0	0.0
<i>Proteus vulgaris</i>	72.7	66.7	37.5	50.0	0.0	0.0
<i>Proteus mirabilis</i>	27.3	11.1	25.0	8.3	0.0	0.0
<i>Proteus sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	70.6	45.5
<i>Providencia rettgeri</i>	18.2	11.1	12.5	8.3	22.2	0.0
<i>Providencia sp</i>	9.1	11.1	0.0	8.3	0.0	45.5
<i>Pseudomonas sp</i>	18.2	0.0	25.0	25.0	0.0	0.0
<i>Serratia marcencens</i>	18.2	22.2	0.0	8.3	0.0	0.0
<i>Serratia sp</i>	9.1	11.1	0.0	0.0	23.5	63.6
<i>Yersinia sp</i>	9.1	11.1	0.0	16.7	23.5	45.5
Gram-positive bacteria						
<i>Corynebacterium sp</i>	27.3	22.2	50.0	16.7	17.6	27.3
<i>Enterococcus faecalis</i>	36.4	33.3	37.5	33.3	35.3	63.6
<i>Enterococcus faecium</i>	36.4	11.1	37.5	25.0	0.0	0.0
<i>Enterococcus durans</i>	18.2	0.0	12.5	8.3	0.0	0.0
<i>Staphylococcus epidermidis</i>	27.3	22.2	12.5	16.7	23.5	72.7
<i>Staphylococcus aureus</i>	0.0	11.1	0.0	8.3	5.9	27.3
<i>Staphylococcus simulans</i>	18.2	11.1	0.0	16.7	17.6	0.0

Los adultos e inmaduros del continente y Canarias compartieron el 50% de las especies de bacterias (n=22). De acuerdo con el análisis de agregación entre las especies presentes y ausentes (índice de similitud de Jaccard), la composición de la microflora del Valle del Ebro y Cádiz fue más parecida entre si (coeficiente de similitud =0.223), mientras que la flora de Fuerteventura fue la que más difirió del resto (Fig.1).



**Figura 1.** Dendrograma de similitud (coeficientes de Jaccard) de la presencia/ausencia de especies de bacterias en la microflora del alimoche entre cuatro áreas de España elaborado en base al algoritmo UPGMA.

#### *Variación geográfica en la prevalencia y riqueza de bacterias*

La prevalencia de bacterias fue similar entre las distintas poblaciones de la Península Ibérica (Correlación de rangos de Spearman,  $p < 0.001$  en todos los casos,  $n = 27$ ), y difirieron de la de Fuerteventura (correlación de rangos de Spearman,  $p > 0.097$  en todos

los casos,  $n=28$ ). La prevalencia también estuvo fuertemente correlacionada entre los pollos volantes y los adultos e inmaduros en el Valle del Ebro ( $r_s = 0.562$ ,  $p < 0.003$ ,  $n = 25$ ) y en Fuerteventura ( $r_s = 0.599$ ,  $p = 0.011$ ,  $n = 17$ ), y entre los pollos volantes de Segovia y Cádiz y los adultos e inmaduros del Valle del Ebro (correlación de rangos de Spearman, en ambos casos  $p < 0.029$ ,  $n = 27$ ).

Testadas una a una no se encontraron diferencias significativas en la prevalencia de ninguna especie de bacteria entre los pollos volantes y los adultos e inmaduros del Valle del Ebro ni de Fuerteventura, ni entre los pollos volantes de las cuatro áreas después de aplicar la corrección de Bonferroni (test de Fisher y de la G, Tabla 1).

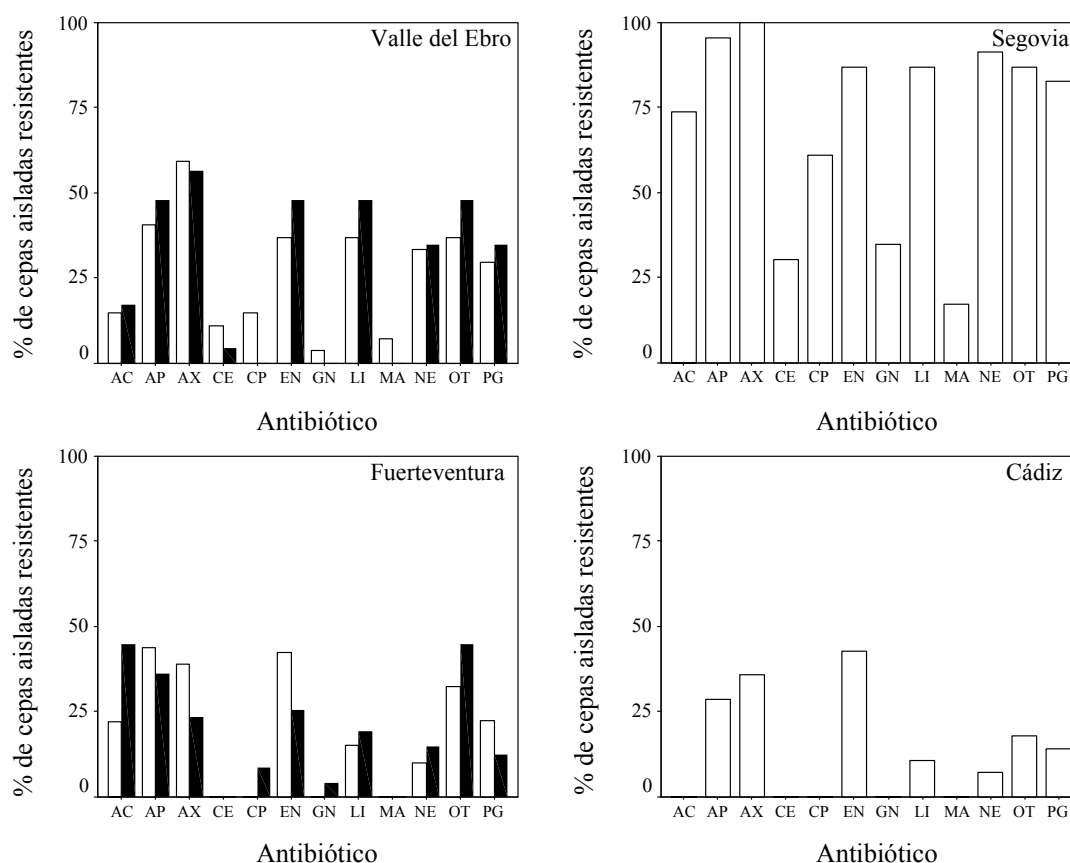
En total, identificamos 24, 18, 23 y 15 especies o géneros distintos de bacterias en las muestras de pollos volantes del Valle del Ebro, Segovia, Cádiz y Fuerteventura respectivamente (Tabla 1). Entre los adultos e inmaduros encontramos 19 y 14 especies o géneros distintos en las muestras del Valle del Ebro y de Fuerteventura respectivamente (Tabla 1). El número de especies aisladas por muestra no difirió entre áreas para los pollos volantes (Kruskal-Wallis,  $H = 5.590$ ,  $d.f. = 3$ ,  $P = 0.133$ , media acumulada =  $4.71 \pm 1.77$ ,  $n = 48$ , rango = 1-8). La riqueza por muestra tampoco difirió entre adultos e inmaduros ( $4.67 \pm 1.58$ ,  $n = 9$ ) y pollos volantes ( $5.73 \pm 1.73$ ,  $n = 11$ ) del Valle del Ebro (test de la U Mann-Whitney,  $z = 1.48$ ,  $P = 0.139$ ), pero fue mayor en adultos e inmaduros ( $7.18 \pm 2.56$ ,  $n = 11$ ) que en pollos volantes ( $4.47 \pm .70$ ,  $n = 17$ ) en Fuerteventura ( $z = 2.600$ ,  $P = 0.009$ ).

La riqueza en bacterias por muestra también fue mayor en individuos adultos e inmaduros de Fuerteventura que del Valle del Ebro ( $z = 2.201$ ,  $P = 0.028$ ).

#### *Variaciones en la susceptibilidad a antibióticos*

Encontramos resistencia a todos los antibióticos testados en las muestras de Segovia y del Valle del Ebro, mientras que en Fuerteventura y, especialmente, en Cádiz, varios de los antibióticos fueron totalmente efectivos, es decir ninguna cepa fue resistente a ellos (Fig.2).

En general, los patrones de resistencia a los distintos antibióticos tuvieron un perfil similar en las distintas áreas (Fig.2), con una mayor resistencia en las bacterias a las penicilinas semisintéticas (AX, AP) y a EN en todas las áreas. La resistencia a Lincomicina, NE, OT y PG fue variable entre regiones, yendo de un 75-80% de cepas resistentes en Segovia a un 10-20% de resistencia en Cádiz (Fig.2). Los pollos y los adultos e inmaduros no presentaron diferencias en el porcentaje de cepas resistentes a cada antibiótico, ni en el Valle del Ebro ni en Fuerteventura (contraste de Wilcoxon para muestras pareadas, en ambos casos  $P > 0.637$ ). Entre áreas, encontramos diferencias significativas con los valores más altos de resistencia a antibióticos obtenidos para las muestras de Segovia y los más bajos para Cádiz (Fig.



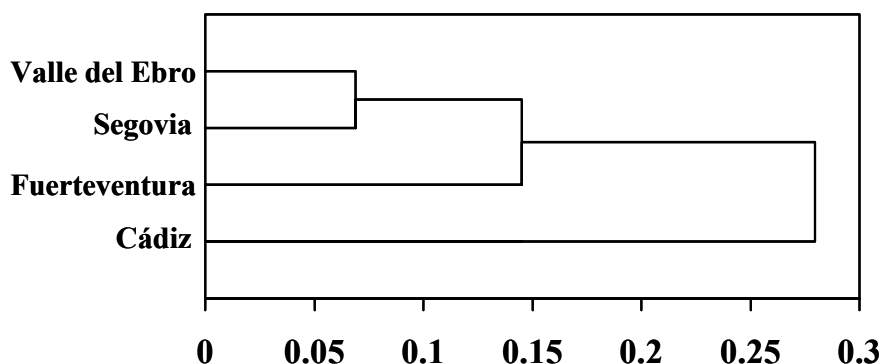
**Figura 2.** Perfiles de resistencia de las bacterias a 12 antibióticos en pollos volantes (barras blancas) y adultos e inmaduros (barras negras) de alimoche en cuatro áreas de España.

2); la proporción de cepas aisladas resistentes a cada antibiótico fue significativamente mayor en Segovia que en el resto de las zonas (contraste de Wilcoxon para muestras pareadas  $p < 0.002$  en todos los casos). También fue mayor en el Valle del Ebro que en Cádiz y Fuerteventura (en ambos casos  $p < 0.028$ ), y mayor en Fuerteventura que en Cádiz ( $p = 0.017$ ). Entre los adultos e inmaduros del Valle del Ebro y Fuerteventura no hubo diferencias significativas (contraste de Wilcoxon para muestras pareadas  $p = 0.110$ ).

La proporción de cepas resistentes (juntando todas las cepas aisladas) a cada antibiótico estuvo intercorrelacionada, tanto para las muestras de pollos de las cuatro áreas como para adultos e inmaduros del Valle del Ebro y Fuerteventura (correlación de rangos de Spearman  $p < 0.029$  en todos los casos,  $n = 12$ ). De acuerdo con el árbol obtenido del análisis cuantitativo de similitudes entre áreas respecto a la susceptibilidad a los antibióticos, existió una mayor afinidad entre las muestras del Valle del Ebro y Segovia (valor de similitud  $= 0.069$ , Fig. 3) mientras que Fuerteventura mostró valores intermedios y Cádiz los valores más bajos de similitud con el resto de las áreas (Fig.3).

#### *Resistencia múltiple de acuerdo al área y a las especies de bacteria*

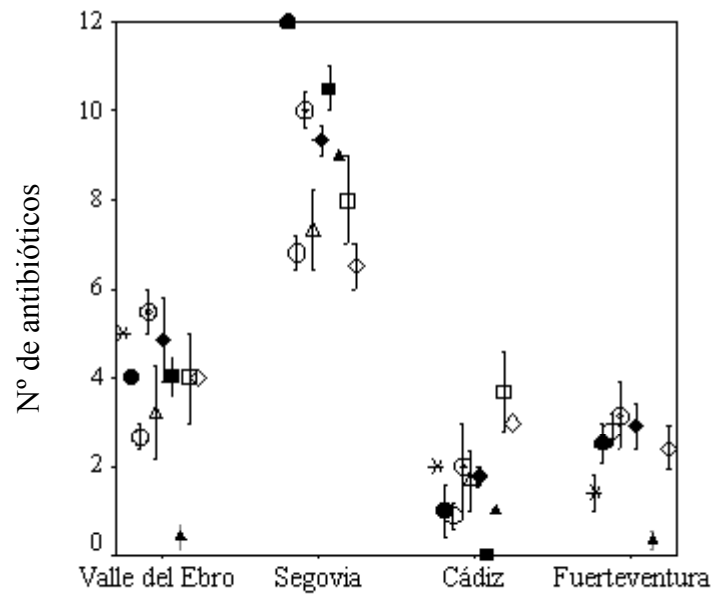
Las cepas de bacterias aisladas de pollos y de adultos e inmaduros no presentaron diferencias en el número de antibióticos a los que fueron resistentes (agrupando todas las especies de bacterias), ni en el Valle del Ebro (test U de Mann-Whitney,  $z = 0.513$ ,  $p = 0.608$ ,  $n = 27, 23$ ) ni en Fuerteventura ( $z = 0.381$ ,  $p = 0.703$ ,  $n = 40, 47$ ). Estas diferencias tampoco fueron significativas para las especies de bacterias con un suficiente tamaño muestral en cada área (en todos los casos  $p > 0.37$ ). De acuerdo a esto, agrupamos los datos de los pollos volantones y de los adultos e inmaduros para el resto de los análisis. El patrón de resistencia se mantuvo similar para las distintas especies de bacteria dentro de cada área (Kruskal-Wallis,  $p > 0.05$  en todos los casos, Fig.4), pero claramente hubo diferencias entre áreas, con un



**Distancia de enlace (coeficientes de Spearman)**

**Figura 3.** Dendrograma de similitudes (coeficientes de Spearman) entre las áreas de estudio basado en el análisis del árbol de porcentajes de cepas aisladas resistentes a cada antibiótico en el alimoche, utilizando el algoritmo UPGMA.

mayor nivel de resistencia múltiple en Segovia y la mayor susceptibilidad a los distintos antibióticos en Cádiz (Fig. 4). Las especies de bacteria con suficiente tamaño muestral presentaron diferencias entre áreas en el número de antibióticos a los que fueron resistentes (Kruskal-Wallis,  $H = 21.97$ ,  $d.f. = 3$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 51$ ;  $H = 11.64$ ,  $d.f. = 3$ ,  $P = 0.009$ ,  $n = 27$ ;  $H = 16.55$ ,  $d.f. = 3$ ,  $P = 0.001$ ,  $n = 26$  para *E. faecium*, *E. coli* and *Enterobacter*, incluyendo *E. cloacae* *E. sp*, respectivamente, Fig. 4). Estas diferencias se debieron al mayor número de cepas multiresistentes existentes en Segovia ( $8.47 \pm 0.38$ , rango = 6-12) respecto al resto de las zonas (test de la U de Mann-Whitney, en todos los casos  $p < 0.026$ ,  $n = 9$ ; las comparaciones incluyeron sólo las especies con suficiente tamaño muestral). Estas diferencias entre área se mantuvieron significativas cuando se agruparon las cepas de todas



**Figura 4.** Media más SE del número de antibióticos a los cuales es resistente cada especie de bacteria. Cada símbolo representa una especie de bacteria: *Salmonella* sp. (diamante blanco), *Campylobacter* sp. (Asterisco), *Enterobacter cloacae* (círculo relleno), *Enterobacter* sp. (cuadrado negro), *Clostridium* sp. (círculo negro), *Pseudomonas* sp. (cuadrado blanco) *Escherichia coli* (círculo blanco) *Enterococcus faecalis* (diamante negro), *Enterococcus faecium* (triángulo blanco), *Staphylococcus epidermidis* (triángulo negro).

las bacterias aisladas (Kruskal-Wallis,  $H = 72.05$ ,  $d.f. = 3$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 188$ ). El número de cepas resistentes también fue mayor en el Valle del Ebro ( $3.32 \pm 0.27$ , rango = 0-9) que en Cádiz ( $1.57 \pm 0.23$ , rango = 0-5) y Fuerteventura ( $2.32 \pm 0.19$ , rango = 0-7) (test de la U de Mann-Whitney, ambas  $p < 0.003$ ), pero no difirió entre Cádiz y Fuerteventura ( $z = 1.815$ ,  $P = 0.070$ ).

En las dos zonas con suficiente tamaño muestral (valle del Ebro y Fuerteventura), las cepas aisladas de *S. epidermidis* fueron resistentes a menos antibióticos (respectivamente  $0.40 \pm 0.20$ ,  $n = 5$ , rango = 0-1 y



$0.33 \pm 0.19$ ,  $n = 12$ , rango = 0-2) que el resto de las bacterias testadas (respectivamente media agrupada:  $3.64 \pm 0.26$ ,  $n = 45$ , rango = 1-9 y  $2.64 \pm 0.20$ ,  $n = 75$ , rango = 0-7); test U de Mann-Whitney, en ambos casos  $P < 0.0001$ ) (Fig.4).

### *Dieta y resistencia a antibióticos*

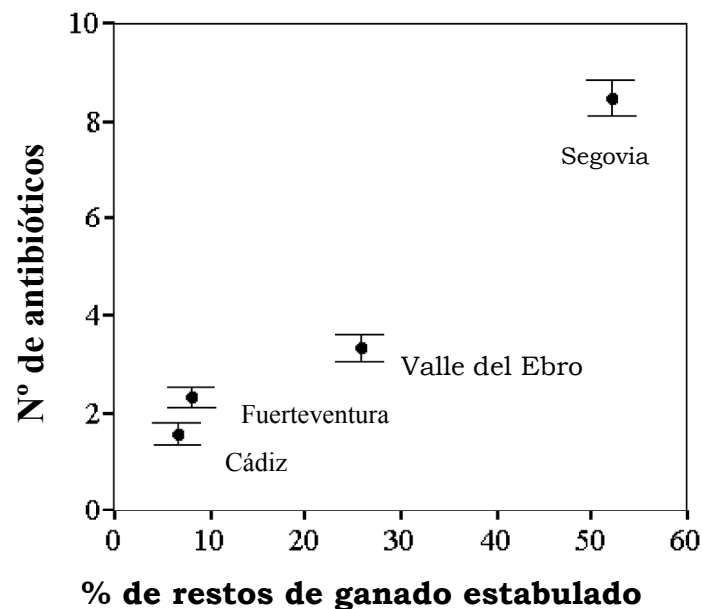
El ganado intensivo dominó la dieta de los alimoches en Segovia mientras que Cádiz fue la zona en que este consumo fue menor. En cuanto al ganado extensivo, Cádiz fue la zona donde este tuvo una menor importancia en la dieta siendo similar en el resto de las regiones (Tabla 2). Los restos de porcino fueron la carroña de origen intensivo

	Zona de estudio			
	Valle del Ebro (n=2202)	Segovia (n=211)	Cádiz (n=667)	Fuerteventura (n=632)
Tipo de presa				
Presas salvajes	49.2	27	84	64.9
Ganado extensivo	25	20.9	9.4	27.1
Ganado intensivo (total)	25.8	52.1	6.6	8
Porcino	17.2	43.6	3	1.7
Avícola	8.3	6.1	3.6	6.3
Conejo doméstico	0.3	2.4	0	0

**Tabla 2.** Composición en porcentaje de la dieta del alimoche en cuatro zonas de España en función de los restos recogidos en el nido.

más importante tanto en Segovia como en el Valle del Ebro, pero no así en Fuerteventura donde los restos de pollo de granja fueron los más frecuentes. Es muy posible que tanto los restos de porcino como de

pollo de granja encontrados en Cádiz fueran de explotaciones familiares no intensivas, pero de un modo conservador fueron incluidos como ganado intensivo en nuestros análisis. Los restos de conejos de origen doméstico sólo aparecieron en Segovia y el Valle del Ebro pero en baja frecuencia (Tabla 2). En resumen, la importancia del ganado intensivo en la dieta del alimoche se incremento de Cádiz a Fuerteventura, Valle del Ebro y finalmente Segovia.



**Figura 5.** Relación entre el número de antibióticos a los que es resistente cada cepa bacteriana aislada (agrupando todas las especies de bacterias) y el porcentaje de carroña de ganado de origen intensivo en cada zona.

Considerando estas transiciones, hemos encontrado una relación significativa y positiva entre el número de antibióticos a los que fue resistente cada cepa aislada (agrupando todas las especies) y la importancia en la dieta del consumo de carroñas de ganado de origen intensivo (Kendall tau = 0.466,  $P < 0.001$ ,  $n = 188$ , Fig. 5).

## DISCUSIÓN

La composición de la microflora de la cloaca de los alimoches continentales fue completamente distinta a la observada en la población insular de Fuerteventura donde incluso varias especies de bacterias quedaron sin identificar al tratarse posiblemente de taxones no descritos previamente. Entre las poblaciones continentales, si bien no hubo diferencias significativas en la riqueza de especies de bacterias, número de especies de bacterias por muestra o prevalencia, sí que parece haber distinta afinidad entre la composición de la flora bacteriana. La ausencia de diferencias estadísticas significativas podría deberse al bajo tamaño muestral de Segovia. Los distintos grados de afinidad entre estas poblaciones continentales podrían deberse a la proporción de carroña proveniente de ganadería intensiva en la dieta. Así, hubo una mayor afinidad en la composición de la microflora entre las poblaciones de Cádiz y el Valle del Ebro donde los alimoches consumen más presas salvajes y una baja o media proporción de ganado. Este resultado sugiere que una dieta basada en el consumo de carroñas provenientes de explotaciones intensivas puede tener cierta influencia en la composición de la flora de la cloaca de los alimoches.

El consumo de carroñas de ganado intensivo podría generar alteraciones en la flora normal de la cloaca como consecuencia de la existencia de interacciones entre especies típicas de la flora del huésped con bacterias transitorias adquiridas a través de una dieta particular

(Bangert y cols. 1988). En cualquier caso, el alimoche consumió un porcentaje de ganado en todas las poblaciones estudiadas suficiente para adquirir gran parte de las bacterias asociadas a este tipo de alimento y a los puntos donde lo consigue (por ejemplo muladares o basureros). Por lo tanto, es muy probable que de forma natural y frecuente encontremos bacterias patogénicas oportunistas o bacterias comensales que podrían competir con la microflora normal de protección (Schneitz 2005) como parte de la flora común en el alimoche y otras especies de carroñeros (Winsor y cols. 1981, Bangert y cols. 1988, Rodrigues y cols. 2003).

En general existe poca información sobre la microflora de la cloaca de las aves carroñeras por lo que se desconoce si la prevalencia de bacterias patogénicas encontradas en este estudio pueden influir en la salud, y por lo tanto en la conservación, de esta especie en peligro. Sin embargo los valores de prevalencia encontrados en este trabajo para varias bacterias potencialmente patogénicas, incluyendo *Salmonella*, *Campylobacter* y *Clostridium*, fueron bastante superiores a los descritos para otras especies de aves no paseriformes (Bangert y cols. 1988, Fallacara y cols. 2001, Waldeström y cols. 2002, Reche y cols. 2003, Resfum y cols. 2003). Esto sugiere la necesidad de avanzar en líneas de investigación que contribuyan a clarificar la composición normal de la flora de las especies de aves carroñeras, ya que muchas de estas especies se encuentran amenazadas (Donázar 1993, Donázar 2004, Green y cols. 2004), y algunas de las especies de bacterias identificadas en este trabajo pueden ser potencialmente negativas tanto para la fauna

salvaje como para la salud humana (Friend y Franson 1999). En este sentido hay que mencionar por ejemplo que la prevalencia de *Salmonella sp.* fue mayor en las áreas de estudio con mayor consumo de ganado intensivo y en la población más aislada y amenazada (Fuerteventura).

Otro de los factores relevantes de este trabajo es la resistencia a los antibióticos en muchas de las cepas bacterianas aisladas. La tasa de resistencia entre las cepas aisladas en este trabajo es muy alta comparada con los datos disponibles de otras especies de aves salvajes (Tsubokura y cols. 1995, DeBoer y cols. 2001, Livermore y cols. 2001, Nascimento y cols. 2003, Dobbin y cols. 2005), especialmente en Segovia, donde la frecuencia de ganado estabulado en la dieta fue la más alta observada. La ganadería intensiva incluye a menudo el uso masivo de múltiples agentes antibacterianos y otros fármacos. Estas prácticas pueden incrementar la resistencia de distintas cepas bacterianas a los antibióticos en el ganado (McEwen y Fedorka-Cray 2002, Swartz 2002) y en las aves carroñeras que se alimentan de sus restos, aunque esto último no ha sido documentado. Nuestros resultados demuestran la existencia de múltiples cepas de bacterias resistentes a antibióticos en la microflora de la cloaca de los alimoches, tanto de pollos volantones como de adultos e inmaduros, que consumen ganado de origen intensivo. El perfil de resistencia a los antibióticos indicó una mayor afinidad entre las poblaciones de Segovia y el Valle del Ebro, las áreas en las que los alimoches consumieron una mayor proporción de ganado intensivo, especialmente cerdos de engorde y

pollos domésticos. Las cepas aisladas de alimoches de Fuerteventura mostraron un perfil intermedio y las de Cádiz la menor afinidad, probablemente debido al elevado consumo de presas salvajes frente al ganado en esta última zona.

Un elevado consumo de ganado intensivo estuvo asociado con crecientes niveles de resistencia a antibióticos de especies patogénicas para los animales (por ej. *Clostridium*), para los humanos con reservorios en animales (por ej. *Salmonella sp.*, *Campylobacter sp.*) y bacterias comensales (por ej. *E. coli*, *E. faecalis*, *E. faecium*), presentes en la microflora de la cloaca de los alimoches. Esta resistencia generalizada, sugiere que la presión selectiva ejercida por el uso elevado de agentes antibacterianos fue muy elevada, aunque variable de acuerdo al grado de intensificación ganadera en cada zona. El aislamiento de cepas bacterianas multiresistentes a entre cinco y doce antibióticos (todos los testados) en Segovia, sugiere el uso extensivo de estos antibióticos en el ganado con destino a alimentación en esta área.

La obtención de datos precisos sobre el uso de cada tipo de antibiótico es complicada, pero se sabe que estos antibióticos son utilizados comúnmente para tratar enfermedades, para profilaxis y para favorecer el crecimiento en cerdos y pollos de granja al menos en Segovia y el Valle del Ebro (Agustín y cols. 2005, Blanco y Lemus com. pers., obs. pers.). En la zona del Valle del Ebro, el crecimiento en el número de granjas de engorde de porcino y de pollos domésticos ha coincidido en el tiempo con la extrema rarefacción del conejo en muchas zonas tras la irrupción de la Enfermedad Hemorrágica del

Conejo (EHC) (Villafuerte y cols. 1995, Agustín y cols. 2005). Por lo tanto no es de extrañar que haya habido un incremento en el consumo de carroña de origen intensivo en detrimento del consumo de conejo (Tella 1991, Donázar 1993, este capítulo). El cambio en la dieta hacia un mayor consumo de ganado intensivo podría ser el responsable de los niveles intermedio-altos de resistencia de las cepas aisladas en esta zona. En este sentido, en esta misma zona se ha detectado un incremento en la resistencia a antibióticos de las cepas bacterianas presentes en el ganado (Agustín y cols. 2005).

La presencia de cepas bacterianas resistentes a antibióticos en la microflora de la cloaca de los alimoches se puede explicar por dos hipótesis no mutuamente excluyentes. La primera sería que la adquisición de resistencia de las bacterias puede ser debida a la ingestión directa de cepas resistentes ya presentes en la carroña de ganado. La segunda es que la resistencia a antibióticos se haya adquirido a través de la transferencia de elementos genéticos móviles entre bacterias, dentro o a través de especies y géneros (Henriques Normak y Normak 2002, McEwen y Fedorka-Cray 2002, Mølbak 2004). La similitud en la resistencia a los antibióticos entre las distintas cepas aisladas dentro de cada área, sugiere su presencia común en el ganado y la microflora de los alimoches. De ser cierto esto, apoyaría la idea de que la resistencia de las bacterias aisladas de la microflora del alimoché proviene de la ingestión de bacterias resistentes ya presentes en el ganado del que se alimenta el alimoché. Esto se ve apoyado por el hecho de que la resistencia a antibióticos fue mucho mayor entre las cepas

bacterianas presentes de forma habitual en el ganado y en el alimoche que en *S. epidermidis*.

La resistencia a antibióticos es un problema clínico y socioeconómico tanto desde el punto de vista de la medicina humana como desde la veterinaria (Angulo y cols. 2004, Mølbak 2004). Sin embargo, a pesar de ello, el componente ecológico de esta problemática ha sido tradicionalmente obviado. Los posibles efectos de la ingestión directa de antibióticos junto a la carroña en aves de presa se desconocen, pero se sabe que en humanos y ganado doméstico, ha generado inmunosupresión, toxicidad, alergias y alteraciones en la flora (Barza y Travers 2002, McEwen y Fedorka-Cray 2002). También se ha sugerido que los antibióticos causan un descenso temporal en la resistencia de los huéspedes a agentes patogénicos (Barza 2002, Barza y Travers 2002).

Se ha sugerido para patógenos humanos, que las bacterias resistentes podrían ser más virulentas que bacterias sensibles, debido a la posible coselección de caracteres virulentos en agentes resistentes (Barza y Travers 2002). Por lo tanto, la hipótesis de que la resistencia a antibióticos podría conferir a las bacterias una mayor resistencia al sistema inmune de su hospedador requiere más investigación de cara a garantizar la conservación de las especies de hospedadores, especialmente para especies susceptibles a la acción de bacterias patogénicas (Friend y Franson 1999).

Además hay que destacar que la dispersión de cepas multirresistentes en el medio, y su aparición en individuos salvajes



podría complicar seriamente la recuperación de individuos salvajes en los centros de recuperación de fauna. Si bien este aspecto puede parecer trivial en especies abundantes, podría llegar a ser importante en el caso de especies amenazadas (Thorne y Williams 1988) o en el caso de especies en peligro crítico, en las que conservar un individuo más puede ser la diferencia entre conservar o perder una determinada variabilidad genética (Haig 1998).

Por otra parte hay que señalar que, a través del uso que hacen los alimoches y otras especies carroñeras de muladares, basureros y los entornos de las explotaciones ganaderas, estas especies pueden ser potenciales reservorios de infección y de dispersión a larga distancia de bacterias resistentes, tal vez patogénicas, a otras aves, ganado o seres humanos (Winsor y cols. 1981, Hubálek 1994, Daszak y cols. 2000, Newell 2002). Específicamente, los alimoches peninsulares de este trabajo invernan en la franja del Sahel en Mauritania, Malí y Senegal (Benítez y cols. 2004), donde la población humana tiene escaso acceso a los servicios sanitarios (Strang 1996), y mucho menos a los antibióticos de última generación que podrían ser necesarios para tratar infecciones con este tipo de bacterias multirresistentes (Okeke y cols. 1999, Mølbak 2004). No obstante, hay que señalar, que nuestros datos indican que las cepas resistentes se encuentran ya disponibles en el propio ganado vivo de las explotaciones con lo que la posible dispersión de estos organismos a través de aves salvajes debe de tener un papel muy secundario frente al transporte mediatizado por las actividades humanas, incluidas las comerciales tal y como parece ser el caso en la

dispersión de otros agentes como las cepas altamente patogénicas de gripe aviar (Chen y cols. 2006, Lancet Infectious Disease editorial 2006). En este sentido por ejemplo, tanto en Segovia como en el Valle del Ebro, el incremento de explotaciones intensivas de porcino ha generado un crecimiento paralelo del uso de restos de heces de cerdo provenientes de estas granjas como abono, siendo transportado a veces a grandes distancias (obs. pers.).

Es muy posible que los muladares incrementen en un futuro próximo su importancia como fuente de alimentación para las aves carroñeras en España y otros países, a medida que los cambios en la composición y estructura del medio provocados por el crecimiento de las poblaciones humanas vayan alterando la disponibilidad de fuentes de alimento alternativas para estas especies (capítulo 3). Por lo tanto, dado el precario estatus de conservación de algunas poblaciones de aves carroñeras, es necesario profundizar en el conocimiento de los posibles riesgos sanitarios ligados a la ingesta de carroñas de origen ganadero de cara a minimizar los riesgos sanitarios y optimizar las estrategias de conservación de estas especies. Además, la alta movilidad de las aves carroñeras hace necesario que su papel como eliminadores de restos ganaderos no vaya acompañado de una potencial dispersión de patógenos y microbios resistentes a antibióticos que podrían poner en peligro la salud humana, del ganado o de otras especies salvajes. Un paso fundamental en este sentido sería prohibir totalmente el uso de agentes antibióticos y otros fármacos como potenciadores del

crecimiento o de profilaxis del ganado tal y como ha recomendado la Organización Mundial de la Salud.

**Apéndice 1.** Porcentaje de cepas bacterianas aisladas resistentes a los distintos antibióticos: AX: amoxicilina, AC: amoxicilina-clavulanica, AP: ampicilina, CE: cefalexin, CP: ciprofloxacina, EN: enrofloxacin, GN: gentamicina, LI: lincomicina, MA: marbofloxacina, NE: neomicina, OT: oxitetraciclina, PG: penicilina G procain. Todos los datos son de muestras de pollos volantones excepto cuando se indica entre paréntesis para adultos e inmaduros.

Bacterial species	Area	n	AX	AC	AP	CE	CP	EN	GN	LI	MA	NE	OT	PG
<i>Campylobacter</i> sp.	Valle del Ebro	1	100	100	100	0	0	100	0	0	0	100	0	0
	Valle del Ebro (ad-inm)	1	100	0	100	0	0	100	0	0	0	100	0	100
	Cádiz	1	0	0	100	0	0	100	0	0	0	0	0	0
	Fuerteventura (ad-inm)	5	0	80	40	0	0	0	0	0	0	0	20	0
<i>Salmonella</i> sp.	Valle del Ebro	1	100	0	100	0	0	100	0	0	0	0	100	0
	Segovia	2	100	0	100	0	50	0	0	100	0	100	100	100
	Cádiz	1	100	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0
	Fuerteventura	5	80	40	40	0	0	40	0	20	0	0	40	0
<i>Enterobacter cloacae</i>	Fuerteventura (ad-inm)	5	20	0	60	0	20	60	0	0	0	20	40	0
	Valle del Ebro	3	66.7	33.3	33.3	0	0	66.7	0	33.3	0	0	33.3	66.7
	Valle del Ebro (ad-inm)	2	100	100	100	0	0	50	0	50	0	50	100	0
	Segovia	4	100	75	100	75	100	100	25	100	25	100	100	100
<i>Enterobacter</i> sp	Cádiz	2	100	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	50
	Fuerteventura	3	33.3	33.3	66.7	0	0	66.7	0	0	0	33.3	33.3	33.3
	Fuerteventura (ad-inm)	5	20	60	80	0	0	20	0	40	0	20	60	20
	Valle del Ebro	3	100	0	66.7	0	33.3	33.3	0	66.7	0	33.3	33.3	66.7
<i>Clostridium</i> sp	Valle del Ebro (ad-inm)	4	75	0	50	25	0	50	0	50	0	25	75	25
	Segovia	2	100	100	100	0	100	10	100	100	50	100	100	100
	Cádiz	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Valle del Ebro	2	100	50	50	0	0	50	0	0	0	0	100	0
<i>Enterococcus faecalis</i>	Valle del Ebro (ad-inm)	2	100	0	50	0	0	50	0	100	0	50	0	50
	Segovia	1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	Cádiz	3	0	0	0	0	0	33.3	0	0	0	33.3	33.3	0
	Fuerteventura	11	45.5	27.3	45.5	0	0	54.5	0	9.1	0	0	27.3	18.2
<i>Enterococcus faecium</i>	Fuerteventura (ad-inm)	7	28.6	57.1	42.9	0	0	28.6	0	28.6	0	28.6	57.1	14.3
	Valle del Ebro	4	100	75	100	25	25	50	25	75	25	50	25	50
	Valle del Ebro (ad-inm)	3	33.3	0	33.3	0	0	33.3	0	100	0	33.3	33.3	33.3
	Segovia	3	100	100	100	33.3	33.3	100	33.3	100	33.3	100	100	100
<i>Enterococcus faecium</i>	Cádiz	4	25	0	50	0	0	50	0	0	0	0	25	25
	Fuerteventura	6	33.3	16.7	50	0	0	50	0	33.3	0	16.7	33.3	16.7
	Fuerteventura (ad-inm)	7	42.9	57.1	28.6	0	14.3	28.6	14.3	28.6	0	14.3	71.4	28.6
	Valle del Ebro	4	25	0	0	0	50	0	0	50	0	25	50	25
<i>Enterococcus faecium</i>	Valle del Ebro (ad-inm)	1	100	100	100	0	0	100	0	100	0	0	100	100

## Continuación del Apéndice 1

	Segovia	3	100	66.7	66.7	0	33.3	100	33.3	66.7	0	100	66.7	100
	Cádiz	3	33.3	0	66.7	0	0	33.3	0	0	0	0	33.3	0
<i>Escherichia coli</i>	Valle del Ebro	9	44.4	0	22.2	22.2	0	44.4	0	33.3	11.1	22.2	33.3	11.1
	Valle del Ebro (ad-inm)	8	37.5	12.5	37.5	0	0	50	0	25	0	37.5	50	37.5
	Segovia	5	100	60	100	20	60	80	20	80	0	60	60	40
	Cádiz	8	12.5	0	12.5	0	0	12.5	0	12.5	0	0	12.5	25
	Fuerteventura	12	25	16.7	41.7	0	0	33.3	0	16.7	0	16.7	41.7	41.7
	Fuerteventura (ad-inm)	10	40	50	30	0	20	40	10	20	0	20	60	20
<i>Pseudomonas sp</i>	Valle del Ebro	2	100	0	50	0	0	50	0	0	0	50	100	50
	Segovia	2	100	100	100	50	0	100	50	50	0	100	100	50
	Cádiz	3	100	0	66.7	0	0	100	0	33.3	0	33.3	33.3	0
<i>Staphylococcus</i>	Valle del Ebro	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33.3	0	33.3
<i>epidermidis</i>	Valle del Ebro (ad-inm)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Segovia	1	100	100	100	0	100	100	0	100	0	100	100	100
	Cádiz	2	50	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0
	Fuerteventura	4	25	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Fuerteventura (ad-inm)	8	0	12.5	0	0	0	0	0	12.5	0	0	0	0



## **CAPÍTULO 5**



**ANÁLISIS DE VIABILIDAD DE UNA POBLACIÓN DE  
ALIMOCHES EN DECLIVE: IMPACTO DE FACTORES  
LIMITANTES Y EFECTOS DE SU MANIPULACIÓN DE  
CARA A CONSERVACIÓN**





**ANÁLISIS DE VIABILIDAD DE UNA POBLACIÓN DE ALIMOCHE EN  
DECLIVE: IMPACTO DE FACTORES LIMITANTES Y EFECTOS DE SU  
MANIPULACIÓN DE CARA A CONSERVACIÓN**

**INTRODUCCIÓN**

La profunda alteración del medio propiciada en los últimos siglos por la acción humana ha cambiado drásticamente las condiciones ecológicas a las que se enfrentan las especies en todo el mundo, provocando un incremento continuo en el número de especies que se extinguen o que entran en situación crítica de conservación (Jablonski 1993, Balmford y cols. 1998). Ante esta crisis de la biodiversidad, una de las prioridades de la Biología de la Conservación debe ser intentar predecir cuál va a ser el tiempo de persistencia y las tasas de extinción de las poblaciones de especies amenazadas (Burgman y cols. 1993, Fagan y cols. 2001), determinando las medidas más apropiadas de cara a asegurar su mantenimiento a largo plazo y a optimizar las inversiones en su conservación (Soulé 1985). En este sentido, los análisis de viabilidad de poblaciones (conocidos como PVA por sus siglas en inglés; Gilpin y Soulé 1986) han demostrado ser una herramienta muy útil para analizar y predecir las tendencias poblacionales ante diferentes escenarios de manejo y conservación. Los PVA consisten, básicamente, en el desarrollo de modelos matemáticos más o menos complejos que evalúen el riesgo de extinción de una población en intervalos concretos

de tiempo a través del cálculo de sus tasas de crecimiento (Beissinger y Westphal 1998, Beissinger y McCullough 2002). Existe una amplia variedad de programas para el desarrollo de estos modelos, y según cuál se utilice, es posible analizar las tendencias de una población ante factores tales como la calidad del hábitat, la fragmentación, las tasas de emigración e inmigración, la extracción de individuos, la ocurrencia de catástrofes o los efectos genéticos derivados de la depresión por endogamia (Burgman 2000, Brook 2000, Brook y cols. 2000, Coulson y cols. 2001, Cross y Beissinger 2001, McCarthy y cols. 2003). La capacidad de predicción de los PVA depende en gran medida de la calidad de la información utilizada, la cual a su vez está relacionada con el grado de conocimiento de la especie (Caughley y Gunn 1996, Brook y cols. 2000, McCarthy y cols. 2003). Sin embargo, aún en el caso de especies y poblaciones poco conocidas, estos modelos siguen siendo una herramienta efectiva de cara a comparar de forma objetiva la evolución de una población frente a distintos escenarios tanto ecológicos (catástrofes, densodependencia, etc.) como de conservación (por ej. frente a distintas estrategias de manejo; Bergman 2000, Brook 2000, Brook y cols. 2000, Coulson y cols. 2001, Cross y Beissinger 2001, McCarthy y cols. 2003).

En este Capítulo se ha modelado, a partir de información recabada en los últimos 25 años y utilizando como herramienta de simulación el programa VORTEX (Lacy *et al.* 2005), la evolución de la población de alimoches (*Neophron percnopterus*) del Valle del Ebro ante distintos escenarios. Las poblaciones de esta especie han sufrido un

severo declive en las últimas décadas, estimado en una reducción del 25 % de la población reproductora a nivel nacional (del Moral y Martí 2002). Sin embargo, este declive no ha sido homogéneo. A escala regional en algunas zonas como el valle del Ebro el declive ha sido mucho mayor: 50 % en apenas 25 años (Capítulo 1). Esta situación requiere la toma de medidas de conservación urgentes, por lo que es prioritario desarrollar modelos que describan de forma adecuada la evolución de sus poblaciones a la vez que evalúen la efectividad de las posibles acciones de manejo. Al igual que les ha ocurrido a otras rapaces en el pasado, el alimoche es especialmente sensible a algunos factores limitantes de origen antropogénico como la persecución directa o indirecta o la destrucción del hábitat, que pueden actuar de forma catastrófica provocando descensos bruscos e incluso extinciones relativamente rápidas de sus poblaciones (Newton 1979, 1989, Capítulo 1). Por ello no es de extrañar que entre las principales causas de descenso poblacional en esta especie, se encuentre el uso ilegal de venenos para el control de predadores (Capítulo 1).

No obstante, también pueden operar factores naturales. En este sentido, es importante destacar que la supervivencia en el alimoche parece depender en gran medida de las condiciones meteorológicas que éstos experimentan en el área de invernada (Capítulo 3). Por lo tanto, es esperable que cambios en el régimen de precipitaciones en dichas zonas de invernada tengan un efecto importante en la evolución futura de sus poblaciones.

El objetivo general de este Capítulo es determinar la viabilidad de la población de alimoches del Valle del Ebro frente a distintos escenarios de cambio en factores limitantes y en las medidas de manejo. Los objetivos particulares son:

1. Analizar la viabilidad de la población objeto de estudio bajo los parámetros demográficos actuales y, sobre la base de las tendencias observadas en las últimas décadas, determinar cuál puede haber sido la variación de estos parámetros a largo plazo.
2. Analizar la respuesta de la población de alimoches del Valle del Ebro a la mejora de sus parámetros demográficos.
3. Evaluar la efectividad que tendría el reforzamiento de la población con individuos criados en cautividad.
4. Estimar el impacto de una nueva irrupción del veneno sobre la población actual y sobre una población sujeta a medidas para mejorar sus parámetros demográficos.
5. Predecir la evolución de la población ante distintos escenarios de cambio climático.

## **MÉTODOS**

### *El modelo*

El proceso de modelado se ha realizado con el programa VORTEX 9.6 (Lacy y cols. 2005) ya que permite evaluar los efectos de factores

determinísticos, demográficos, ambientales y de aleatoriedad genética en la dinámica de una población (Miller y Lacy 2005). VORTEX es un modelo basado en el individuo que simula la dinámica de una población como eventos secuenciales discretos (nacimientos, muertes, catástrofes, etc.) que ocurren según unas probabilidades definidas. Estas probabilidades de ocurrencia son modeladas como constantes o como variables que se ajustan a distribuciones que el usuario debe definir. Si bien este programa fue diseñado originalmente para su uso en poblaciones de mamíferos y aves, su capacidad ha ido incrementándose con los años y actualmente también puede emplearse para modelar poblaciones de reptiles, anfibios o plantas. VORTEX ha sido ampliamente utilizado en los análisis de viabilidad poblacional de muchas especies amenazadas (Seal y cols. 1998) debido básicamente a su sencillez de manejo y a su versatilidad, lo que en determinadas ocasiones permite modelizaciones más realistas que las de otros programas (Chapman y cols. 2001).

#### *Tendencia poblacional y parámetros demográficos*

La población de alimoches del Valle del Ebro ha experimentado un marcado declive en las últimas décadas, pasando de cerca de 200 parejas reproductoras en 1979 a apenas 94 en 2005. Sin embargo, este declive no ha sido homogéneo en el tiempo, sino que ha ido variando en intensidad. Entre 1979 y 1986, (periodo 1) la población sufrió un declive moderado, que se acentuó durante el periodo 1986-1991

(periodo 2). A partir de entonces, la caída poblacional fue máxima (1991-1999, periodo 3) y no se suavizó hasta los últimos años (1999-2005, periodo 4; ver resultados).

En la Tabla 1 se resumen los parámetros poblacionales y demográficos medios de la especie para el periodo de estudio. Si bien se ha citado la existencia ocasional de tríos poliándricos (Tella 1993), la especie puede considerarse como monógama (Donázar 1993). Además, esta monogamia es de larga duración ya que la tasa de dispersión reproductiva es muy baja (de 203 intentos de cría registrados de individuos marcados, sólo en un 7 % de los casos se detectó un cambio de territorio por un adulto; datos propios). El balance de sexos de los pollos en el nido no difiere de 1:1 (machos:  $n = 279$ ; hembras:  $n = 306$ , datos propios) y la mortalidad subsiguiente no está ligada a él (Capítulo 3) por lo que podemos asumir que machos y hembras están balanceados en la población reproductora. Las tasas reproductivas y de supervivencia se han obtenido siguiendo los procedimientos detallados en los Capítulos 2 y 3 de la presente memoria, por lo que no nos extenderemos en su explicación. El tamaño inicial de la población se calculó en función del número de territorios ocupados, de la productividad anual y de las tasas de supervivencia de las distintas clases de edad. La probabilidad de cuasi-extinción se fijó, de forma arbitraria, cuando el número de individuos quedara por debajo del 10 % de la población inicial en un periodo de 100 años (Ginzburg y cols. 1982, Dennis y cols. 1991).

**Tabla 1.** Parámetros utilizados para analizar la viabilidad poblacional del alimoche en el Valle del Ebro mediante el programa VORTEX 9.6.

Reproducción	
Sistema reproductivo	Monogamia
Edad de la primera reproducción (m y h)	7 años
Edad máxima de reproducción (m y h)	25 años
Progenie máxima/año	2 pollos
Relación de sexos en la progenie	1:1
%hembras adultas que se reproducen con éxito	59.32 % $\pm$ 2.34%
hembras adultas con un pollo	57.24%
hembras adultas con dos pollos	42.76%
Supervivencia	
Individuos territoriales	83.3 $\pm$ 2.1
Individuos no territoriales	
0-1, 1-2 años	76 $\pm$ 1.5
2-3, 3-4 años	81 $\pm$ 0.5
4-5 años	64 $\pm$ 4.4
5-6, 6-7 años	75 $\pm$ 1.8

Se ha procedido a realizar un modelo con los parámetros medios y la información general obtenida de la población. Sin embargo, debido a que el declive de la población no ha sido constante en el tiempo, de cara a ajustar el declive descrito por los modelos al sufrido realmente por la población, se ha modelado este declive de acuerdo a los cuatro periodos descritos más arriba. Para conseguir ajustar el descenso poblacional predicho por el modelo a la tendencia real seguida por la población en cada uno de los cuatro periodos se han utilizado los valores de productividad reales, ajustando posteriormente los valores de supervivencia (ver resultados).

*Evolución poblacional ante distintos escenarios potenciales*

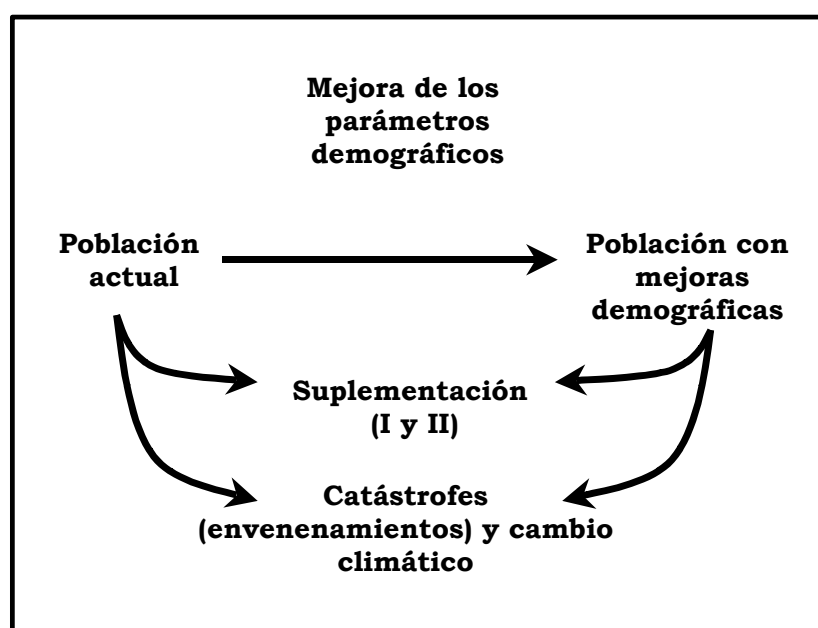
Una vez obtenido un modelo poblacional que se ajustó correctamente a la tendencia seguida por la población en el último periodo (1999-2005), se realizaron simulaciones para ver cómo respondería la población, a partir de la tendencia más reciente, frente a distintos escenarios ecológicos y demográficos (Fig. 1).

*1. Mejora de los parámetros demográficos.*

Se evaluó la respuesta de la población frente a mejoras en los distintos parámetros demográficos (supervivencia adulta  $S_{ad}$ , supervivencia no adulta  $S_{in}$ , productividad  $P$ ; Fig. 1). Éstas se incluyeron primero de manera independiente, viendo qué ocurriría si sólo se incrementa uno de los parámetros, y después combinándolos, aumentando simultáneamente los tres parámetros.

Los valores de mejora de la productividad se basaron en los valores máximos registrados para la especie en el área de estudio (71.4% de parejas que crían). También se utilizaron los valores máximos esperados de supervivencia adulta y preadulta. Estos se obtuvieron al aumentar los valores actuales en un 3.33 %, porcentaje necesario para conseguir una tasa de supervivencia de 0.93 para los alimoches adultos reproductores. Este valor fue el correspondiente a los adultos reproductores durante los años de alta productividad primaria en las zonas de invernada en África según un modelo de supervivencia





**Figura 1.** Esquema de las simulaciones llevadas a cabo para evaluar la viabilidad poblacional del alimoche en el Valle del Ebro.

constreñido en función de la producción primaria de dichas zonas (ver Capítulo 3 para ver la influencia de esta variable en la supervivencia).

Los incrementos en supervivencia se han aplicado únicamente a las clases de edad que vuelven a Europa ( $\geq 2$  años) donde estas medidas podrían ser aplicadas. Así a los individuos de dos años sólo se les ha incrementado la supervivencia la mitad (1.67%) ya que sólo la mitad de los individuos de esa edad vuelven al segundo año (Capítulo 3)

## *2. Reforzamiento de la población con juveniles.*

Se ha evaluado el posible efecto que tendría la liberación de 4 (2 hembras y 2 machos) y 8 (4 hembras y 4 machos) alimoches juveniles

(Supl. I y II, respectivamente; Fig. 1) por año a lo largo de un periodo de 100 años en la tendencia de la población actual y en una población con mejoras demográficas. Los números de individuos a liberar son optimistas, es decir, se podrían conseguir si se tuviera una buena población cautiva de la que actualmente no se dispone (por ejemplo en el proyecto de reintroducción de quebrantahuesos -*Gypaetus barbatus*- en los Alpes se han liberado una media de 7 individuos al año en 17 años, pero a partir de una nutrida población cautiva, Hirzel y cols. 2004).

### *3. Envenenamientos.*

Los brotes de mixomatosis y posteriormente de la EHC causaron descensos drásticos en las poblaciones de conejo en varias regiones de España, entre ellas el Valle del Ebro (Villafuerte y cols. 1995). Este descalabro de las poblaciones de conejo trajo consigo una intensificación en el uso de venenos para el control de predadores (Villafuerte y cols. 1995, 1998, Blanco y Montoya 2004). Considerando tanto la tendencia de la población en el último periodo, como la resultante de aplicar las medidas de mejora de la demografía, se han simulado episodios de envenenamiento como catástrofes que se repiten con una frecuencia de un evento cada cinco años y que provoca un descenso del 15 % en la productividad y del 17% en la supervivencia. Estos valores fueron estimados de forma que reprodujeran el declive en los valores de reproducción y supervivencia observados en la población

de estudio entre los periodos donde el uso de venenos fue más intensivo (1986-1991 y 1991-1999).

#### *4. Cambio climático.*

Los modelos elaborados para predecir el efecto del cambio climático en la intensidad de las precipitaciones en la zona del Sahel son muy variables en función del periodo de tiempo y de los algoritmos utilizados en su construcción. Por este motivo, las predicciones desarrolladas a partir de estos modelos son muy variables. Mientras algunos modelos predicen un ligero cambio en los próximos cien años, otros modelos dan cambios que irían desde un incremento del 50% hasta una reducción del 25% (Held y cols. 2005). Para incluir los potenciales efectos de estos cambios en la tendencia futura de la población de alimoches, se ha modelado el cambio en precipitación como el incremento en la frecuencia de años buenos o malos (definidos como años con productividad primaria -NDVI- por encima y por debajo de la media en la zona de invernada de la especie) y se ha incluido dicho incremento como un evento que reduce (o aumenta) puntualmente la supervivencia. De acuerdo a los datos de NDVI de la zona de invernada del alimoche, entre 1982 y 2004 ha habido 4 años con una productividad por encima y cinco años por debajo de la media (datos propios). Así por ejemplo un incremento del 25% en las precipitaciones equivaldría a la presencia de un año más con productividad por encima de la media en un periodo de 23 años. Esto se incorporaría al modelo como un evento "catastrófico" (aquí catástrofe debe considerarse como

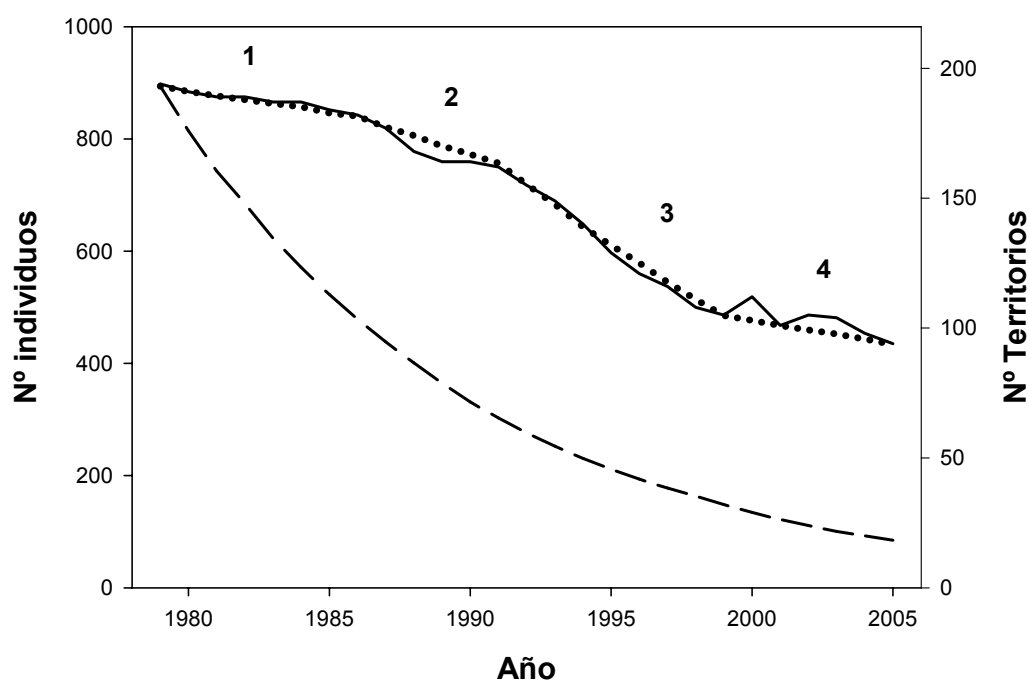
año con un valor anómalo, ya sea positivo o negativo) que se produciría cada 23 años. Los incrementos en la frecuencia de años buenos o malos se han fijado en función de los valores sugeridos en la literatura para los distintos modelos de cambio en las precipitaciones (que respectivamente serían -25%, -15%, -5%, +5%, +15% y +50%; Held y cols. 2005). El incremento o descenso en el valor de supervivencia en los años incluidos como "catástrofe", se ha obtenido de la diferencia en supervivencia entre años por encima y por debajo de la media con respecto a los años con valores medios, obtenidos de un modelo de captura-recaptura con tres categorías de supervivencia (alta, media y baja) en función de si la productividad primaria de los años estuvo significativamente por encima o por debajo de la media para el periodo del que se dispone de datos.

## **RESULTADOS**

### *Tendencia poblacional y parámetros demográficos*

El modelo que resulta de la aplicación de los valores medios de los parámetros demográficos de la Tabla 1 predijo un declive de la población de alimoches del Valle del Ebro mucho más marcado que el realmente observado (Fig. 2).

Las tendencias obtenidas para cada uno de los cuatro periodos, en cambio, se ajustaron de forma adecuada a la variación en la tendencia real de la población en cada uno de ellos.



**Figura 2.** Evolución del número de individuos predicha por VORTEX en función de los valores medios de los parámetros demográficos (línea discontinua) y luego de ajustar modelos por periodos con valores variables de productividad y supervivencia (línea punteada). Con línea continua se muestra la tendencia real seguida por la población.

En el primer periodo la población experimentó un declive moderado ( $r = -0.011 \pm 0.03$ ) que se agudizó progresivamente en los periodos 2 ( $r = -0.024 \pm 0.042$ ) y 3 ( $r = -0.058 \pm 0.056$ ) para suavizarse nuevamente en el periodo 4 ( $r = -0.022 \pm 0.05$ ). Hay que destacar que si bien el declive se ha moderado con respecto al periodo anterior, la tendencia de la población en este último periodo sigue siendo claramente negativa y la probabilidad de extinción en los próximos 100 años bastante elevada ( $PE = 0.47$ ). En la Tabla 2 se dan los valores de supervivencia utilizados para ajustar las predicciones del modelo al

declive real sufrido por la población en cada uno de los periodos antes descritos (ver métodos).

**Tabla 2.** Parámetros utilizados para modelar la tendencia seguida por la población.

E: % hembras que cría con éxito; 1P y 2P: porcentaje de los nidos que criaron con éxito con uno o dos pollos, respectivamente.

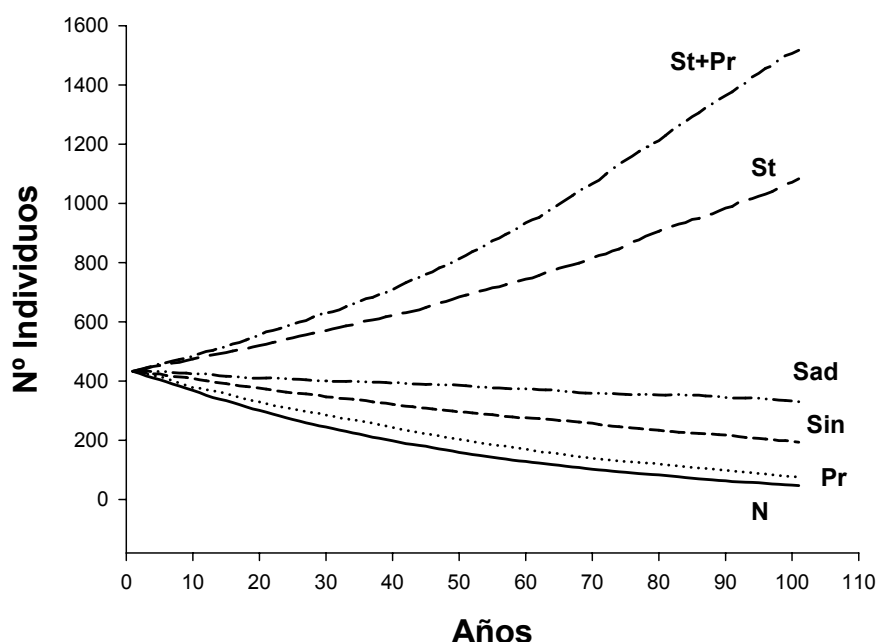
Periodo de simulación	Supervivencia por edades							Productividad		
	0-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	>7 (Ad. terr.)	E	1P	2P
1979-1986	0.76	0.81	0.81	0.75	0.8	0.85	0.92	66.14	60.78	39.22
1986-1991	0.76	0.81	0.8	0.73	0.8	0.85	0.91	63.5	61.07	38.93
1991-1999	0.76	0.80	0.78	0.72	0.78	0.83	0.88	51.06	56.31	43.69
1999-2005	0.76	0.81	0.81	0.73	0.8	0.85	0.90	67.05	54.06	45.94

En el segundo periodo se produjo en la población un descenso en la productividad, sin embargo, este descenso no fue suficiente para que el modelo resultante describiera adecuadamente el declive en este periodo, sino que fue necesario introducir además una ligera reducción en la supervivencia de algunas clases de edad. En el tercer periodo, la productividad volvió a descender en la población pero de una forma mucho más brusca. El ajuste del modelo al declive observado de la población se consiguió disminuyendo nuevamente la supervivencia aunque de forma más marcada que en el periodo anterior. En el cuarto periodo la productividad de la población subió hasta ser la más alta de los cuatro periodos pero, nuevamente, para ajustar la tendencia predicha por el modelo a la seguida realmente por la población ha sido necesario variar la supervivencia, en este caso mediante un incremento importante en la supervivencia.

## *Evolución poblacional ante distintos escenarios potenciales*

### *1. Mejora de los parámetros demográficos.*

Como se observa en la Figura 3, la mejora aislada de un parámetro demográfico no consigue revertir la tendencia poblacional

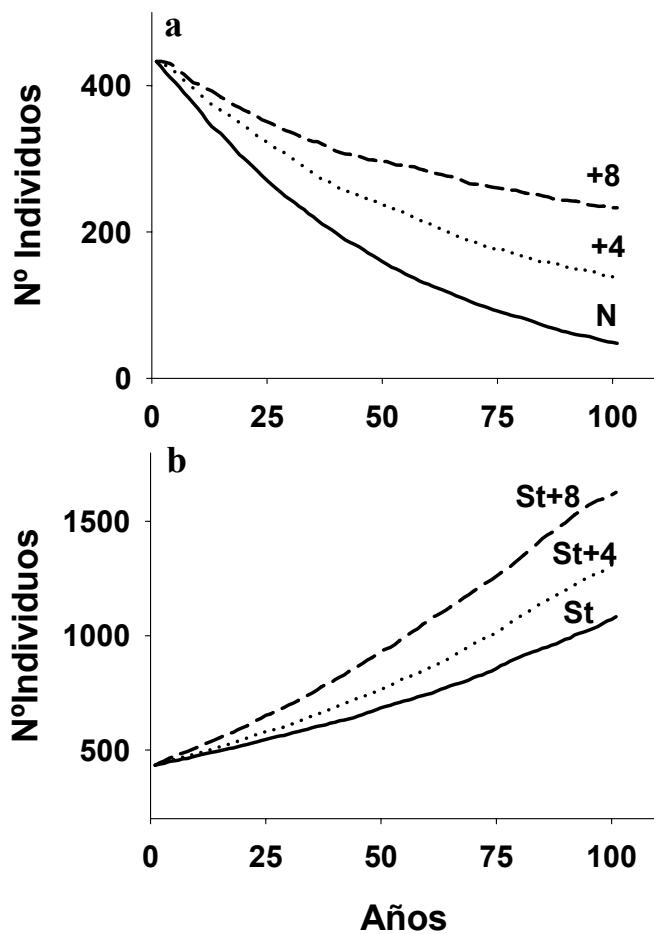


**Figura 3.** Evolución esperada para la población de alimoches del Valle del Ebro luego de incrementar de manera independiente y conjunta los parámetros demográficos. En línea continua se muestra la población sin mejoras demográficas (N).

*Pr*: incremento productividad, *Sin*: inc. de la supervivencia de los individuos no reproductores, *Sad*: inc. de la supervivencia de los adultos reproductores, *St*: inc. de la supervivencia de los individuos reproductores y no reproductores. *St+Pr*: inc. simultáneo de la supervivencia en todas las clases de edad y de la productividad.

actual (aumento de la productividad,  $Pr$ :  $r = -0.018 \pm 0.046$ ; aumento de la supervivencia de los individuos no territoriales,  $S_{in}$ :  $r = -0.009 \pm 0.038$ ; supervivencia de los adultos territoriales,  $S_{ad}$ :  $r = -0.003 \pm 0.035$ ). Únicamente incrementando la supervivencia en todas las clases de edad ( $S_t$ ) se obtuvo una tendencia poblacional positiva ( $r = 0.009 \pm 0.029$ ), aunque el mejor resultado se obtuvo al incrementar simultáneamente los tres parámetros demográficos ( $r = 0.013 \pm 0.027$ ).

## 2. Reforzamiento de la población con juveniles.



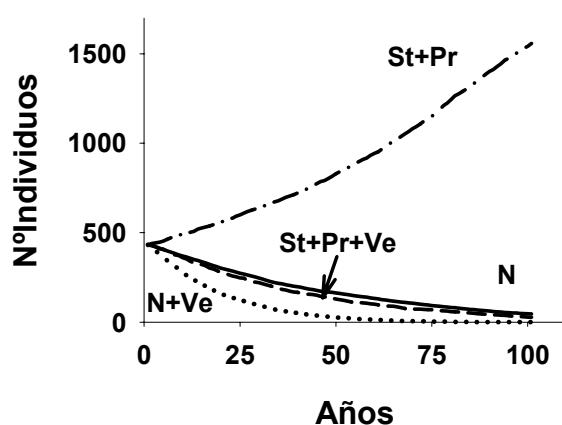
**Figura 4.** Evolución de la población de alimoche al ser reforzada con 4 (+4) u 8 (+8) pollos por año durante 100 años. En línea continua se muestra la evolución esperada para la población actual (a) o la población con mejoras en la supervivencia de los individuos reproductores y no reproductores (b).



El reforzamiento de la población con pollos nacidos en cautividad no logró revertir la tendencia negativa ( $N+4$ :  $r = -0.012 \pm 0.042$ ;  $N+8$ :  $r = -0.006 \pm 0.037$ ; Fig. 4a). Tampoco el reforzamiento con juveniles de una población en la que se haya reducido la mortalidad de los individuos reproductores y no reproductores cambia de forma substancial la tendencia de la población (Fig. 4b).

### 3. Episodios catastróficos: Envenenamientos.

Un recrudecimiento en el uso de veneno a niveles similares a los registrados en la población en la década de los 90 provocaría un marcado descenso en la población ( $r = -0.06 \pm 0.099$ ; Fig. 5), anulando incluso los efectos positivos de las mejoras en los parámetros demográficos ( $r = -0.03 \pm 0.097$ ; Fig. 5).

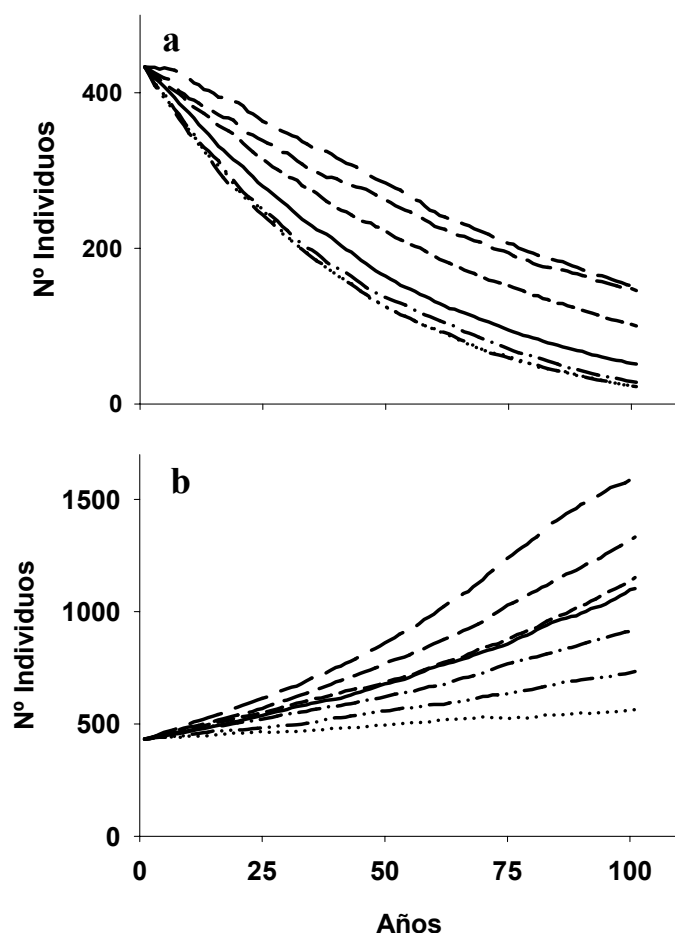


**Figura 5.** Evolución de la población de alimoches del Valle del Ebro frente a episodios de envenenamiento. En línea continua se muestra la evaluación de la población actual (N), en línea discontinua con puntos la población con mejoras en supervivencia y productividad (St+Pr), en línea de puntos la población actual sometida a episodios de envenenamiento periódicos (N+Ve) y en línea discontinua la de la población con mejoras en los parámetros demográficos sometida a episodios periódicos de envenenamiento (St+Pr+Ve).

#### *4. Cambio climático*

Los modelos incluyendo cambios en el régimen de precipitaciones en las zonas de invernada han modificado las tasas de incremento poblacional y, por lo tanto, el tiempo de extinción de la población de alimoche del Valle del Ebro (Fig. 6). Sin embargo, en ninguno de los escenarios testados, el cambio producido en la tendencia poblacional fue suficiente como para revertir la tendencia operante en cada caso (creciente en el escenario con mejoras en supervivencia y decreciente en el escenario sin mejoras). A partir de la situación actual de la población, el máximo descenso en la pluviosidad (-25%) duplicaría la probabilidad de cuasi-extinción (PE) de la población en 100 años (población con un descenso del 25% de pluviosidad,  $r = -0.028 \pm 0.058$ , PE = 0.86). Por su parte, el incremento máximo en la pluviosidad (+50%) eliminaría la probabilidad de extinción de la población en un periodo de 100 años aunque no conseguiría revertir el descenso poblacional (N+50% pluviosidad  $-0.012 \pm 0.051$ , PE = 0.02).

En una población con mejoras en la supervivencia los efectos serían más marcados. Así, el escenario de máxima reducción de la pluviosidad (-25%) prácticamente estabilizaría la tendencia de la población ( $r = 0.002 \pm 0.043$ ). Por el contrario, un aumento de la pluviosidad del 50 % (escenario de máximo incremento) tendría un fuerte efecto positivo en la tendencia de la población ( $r = 0.014 \pm 0.032$ ).



**Figura 6.** Evolución de la población de alimosches frente a cambios en el clima en las zonas de invernada. En línea continua se muestra la evolución de la población actual (a) y de la población con mejoras en la demografía (b). La línea de puntos indica cambios en la precipitación en un -25%, dos puntos línea -15%, un punto línea -5%, línea discontinua corta +5%, línea discontinua intermedia +15% y línea discontinua más larga +50%.

## DISCUSIÓN

El alimoche es una especie longeva con madurez sexual diferida por lo que, al igual que ocurre en otras especies con estrategias de vida similares, la mortalidad adulta es el parámetro con más peso en su dinámica poblacional (Ferrer y Calderón 1990, Real y Mañosa 1997, Saether y Bakker 2000, Eberhardt 2002, Carrete y cols. 2005). Sin embargo, a diferencia de otras especies longevas que adelantan la edad de la primera reproducción al incrementarse la mortalidad de los individuos reproductores (Ferrer 2001, Ferrer y cols. 2004, Balbontín y

cols. 2003, Whitfield y cols. 2004b), en el área de estudio los alimoches no se incorporan a los territorios de cría antes de alcanzar el plumaje de adulto (5 años de edad). Este fenómeno podría determinar que, para conseguir cambios en la tendencia poblacional de esta especie, sea necesario mejorar, además de la supervivencia de los individuos territoriales, la de los individuos en fase de dispersión. De acuerdo con esto, los resultados de nuestro modelo de viabilidad de la población indican que sería necesario un incremento en la supervivencia en todas las clases de edad para lograr revertir la actual tendencia negativa de la población objeto de estudio.

No obstante, este incremento debería ser asimétrico entre las clases de edad consideradas. De este modo la tasa de supervivencia anual hasta los 4 años de edad parece ser elevada si se la compara con la observada en otras aves de presa de tamaño similar o mayor (por ej., pigargo europeo, *Haliaeetus albicilla*: 0.73, Green y cols. 1996; águila perdicera, *Hieraaetus fasciatus*: 0.41, Real y Mañosa 1997; Buitre del Cabo, *Gyps coprotheres*: 0.69, Piper y cols. 1999). Es llamativo por lo tanto el descenso en supervivencia en la fase de dispersión prerreproductiva detectada en esta especie (Capítulo 3). Las estimas de supervivencia adulta utilizadas para modelar la tendencia de la población en los distintos periodos de nuestro estudio también fueron bajas comparados con los de otras especies similares (por ej. pigargo europeo: 0.94, Green y cols. 1996, águila perdicera: 83.91-96, Real y Mañosa 1997, águila real: 0.96-0.98, Whitfield y cols. 2004b, águila

imperial, *Aquila adalberti*: 0.94, Ferrer y Calderon 1990, Buitre leonado: 0.987, Sarrazin y cols. 1994).

Todo lo anterior sugiere que para revertir la tendencia negativa de la población sobre la base de cambios en las tasas de supervivencia, sería preferible dirigir los esfuerzos a incrementar las tasas de supervivencia de la fracción adulta de la población y de la fracción de individuos en fase dispersiva. Por otro lado, los valores de supervivencia adulta utilizados para modelar las mejoras demográficas son conservadores ya que provienen de una población en declive. Por lo tanto, es muy probable que en condiciones óptimas sus valores puedan ser más elevados, con lo que posiblemente a través del manejo de este parámetro se conseguiría un mayor crecimiento poblacional del reflejado en este trabajo. La influencia de la heterogeneidad en calidad de los territorios en la supervivencia de los adultos reproductores de esta especie (Capítulo 3), indica que una buena estrategia para incrementar la supervivencia adulta sería centrar el trabajo de conservación en incrementar la calidad de los malos territorios con medidas que redujeran la mortalidad y estimularan el éxito reproductor. La creación de muladares adecuados en las inmediaciones de dichos territorios podría ser una buena herramienta de gestión para conseguir este objetivo (Capítulo 2), si bien además se debería actuar localmente en los posibles factores de mortalidad. Disminuir la mortalidad de los individuos en fase dispersiva posiblemente sea más complejo ya que estos individuos se mueven por áreas muy amplias (datos propios). Es posible que la creación de muladares estables dirigidos a la

conservación de los dormideros pudieran tener un efecto positivo, pero sobre todo deberían tomarse medidas claras y a gran escala para acabar con el uso de veneno. En cualquier caso sería deseable potenciar la investigación de los factores que determinan los patrones de movimiento de estos individuos dispersantes. Hay que destacar en este punto, la necesidad de profundizar a nivel experimental en la evaluación del efecto que tienen los muladares sobre la estructura de las poblaciones de carroñeros, de cara a garantizar la consecución de objetivos de conservación determinados. En este sentido, mientras que determinados muladares parecen tener un efecto beneficioso para el alimoche, la situación de grandes muladares dentro de núcleos densos de territorios ha provocado un marcado descenso en la productividad y la calidad de estos territorios en la población de quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) del Pirineo (Carrete y cols. 2006b). La productividad en el último periodo del estudio (1999-2005) se encuentra dentro del rango descrito para la especie, siendo incluso alta en algunas zonas (Capítulo 2), por lo que parece difícil conseguir mejoras importantes en lo relativo a este parámetro y a sus efectos sobre la viabilidad poblacional. Sin embargo, la variación en paralelo de la productividad y la supervivencia de los individuos en los cuatro periodos de estudio indica que estos dos parámetros están muy correlacionados, por lo que es de esperar que, si se consigue reducir la mortalidad de los individuos territoriales, esta misma acción se traducirá en un aumento de la productividad poblacional. La reducción en la mortalidad, además de incidir en la productividad directamente

(Etheridge y cols. 1997), evitaría una alta tasa de recambio de individuos inexpertos, manteniendo por lo tanto la proporción de individuos con experiencia reproductiva en la población y consiguientemente, manteniendo la productividad en el nivel más alto posible en relación a los recursos disponibles (Cam y Monnat 2000, Nielsen y Drachmann 2003, Carrete y cols. 2006a, Capítulo 2). Las características propias de la especie arriba descritas sugieren que la recuperación de sus poblaciones frente a eventos importantes y repetidos de mortalidad debe ser extremadamente difícil. De acuerdo con esto, el modelo en el que se incluyó la existencia de brotes recurrentes de veneno indicó que la mejora de los parámetros demográficos, si no se erradica de forma definitiva el uso de veneno, no conseguiría revertir la tendencia poblacional. En España las poblaciones de conejo, la presa principal del alimoche y de muchas otras especies de predadores (Delibes e Hiraldo 1981), han desatado un conflicto que ha desembocado en campañas ilegales de uso de veneno (Villafuerte y cols. 1998). Los modelos que incluyeron la existencia de brotes cíclicos de veneno claramente han demostrado que el destino de las poblaciones de carroñeros, si no se ataja este problema de raíz, será inevitablemente la extinción. En este sentido es necesario un trabajo de fondo y multisectorial que implique tanto a cazadores como a gestores y conservacionistas de cara a conseguir, no sólo la erradicación de los brotes de veneno que se dan en la actualidad, sino también a cimentar un cambio de actitud en los colectivos afectados que eviten un rebrote de este factor en el futuro.

Una manera alternativa de incrementar la productividad de la población es reforzarla anualmente con pollos provenientes de programas de manejo de fauna *ex situ*. La cría en cautividad ha ayudado a la conservación de muchas especies con poblaciones reducidas o en peligro, garantizando la existencia de un *pool* genético de individuos cautivos a partir de los cuales pueden programarse reintroducciones o reforzamiento de poblaciones (Cade 1986, Green y cols. 1996, Meretsky y cols. 2000, Bell y Merton 2002, Jones y cols. 2002, Hirzel y cols. 2004). Los resultados de este estudio indican no obstante que el reforzamiento de la población de alimoche del Valle del Ebro propuesto en los modelos no es demográficamente relevante debido posiblemente al gran tamaño de esta población.

Gran parte de los trabajos que han abordado el cambio global han relacionado tendencias en los datos climáticos con cambios en determinados aspectos de las especies estudiadas, como por ejemplo en el éxito reproductor (Moss y cols. 2001, Sanz y cols. 2003) o en la fenología migratoria (Sanz y cols. 2003, Gordo y cols. 2005). Sin embargo, son raros los trabajos en los que se intente predecir cómo podrían verse afectadas las especies por esos cambios (pero ver Lemoine y Böhning-Gaese 2003, Chamaillé-Jammes y cols. 2006). Este escenario se torna aún más complejo en el caso de especies migradoras puesto que el cambio en las condiciones climáticas en las áreas de invernada podría comprometer la disponibilidad de recursos tróficos y, por lo tanto, la posibilidad de acumular reservas para emprender el viaje migratorio de retorno, para reproducirse en las áreas de cría (Norris y



cols. 2004, Gordo y cols. 2005) e incluso para sobrevivir al propio periodo invernal (Schaub y cols. 2005, Szép 1995). En el caso del alimoche, la progresiva reducción de las precipitaciones en la zona de invernada podría hasta duplicar la probabilidad de extinción de la población. Por el contrario, un aumento de las precipitaciones frenaría de forma moderada su tendencia negativa aunque sin llegar a revertirla. De todos modos hay que tener en cuenta que se desconoce cuál es la causa próxima que determina la relación entre supervivencia de los individuos y la productividad primaria (NDVI) en África y, por lo tanto, cuáles son los factores que en primera instancia provocan las variaciones en este parámetro demográfico.

Recientemente se ha detectado un declive generalizado en las poblaciones de aves migratorias europeas, especialmente en aquellas que invernán en zonas áridas (Sanderson y cols. 2006). Se ha sugerido que este declive podría deberse a la pérdida o deterioro del hábitat, tanto en las zonas de cría, como en las de invernada (Böhning-Gaese 1992, Berthold 2001, Newton 2004) o las de avituallamiento (Berthold 2001), a una elevada presión cinegética en el sur de Europa y el norte de África (McCulloch y cols. 1992, Böhning-Gaese y Bauer 1996, Berthold 2001) y finalmente al cambio climático (Lemoine y Böhning-Gaese 2003). Para varias especies (entre ellas el alimoche) existen evidencias de una relación directa entre la pluviosidad (medida en nuestro caso indirectamente a través de la producción primaria) en las zonas de invernada sub-saharianas y la supervivencia (Szép 1995, Schaub y cols. 2005, Capítulo 3). Las condiciones ecológicas en la zona

del Sahel, donde invernán los alimoches, cambian drásticamente cada año en función de las precipitaciones (Vanacker y cols. 2005), por lo que se ha ligado el declive de varias especies de aves migratorias transsaharianas con el crítico periodo de sequías registrado en esta zona durante los años 80 (den Held 1981, Kanyamibwa y cols. 1993, Peach y cols. 1995, Szép 1995, Schaub y cols. 2005). En este sentido, cabe destacar que más allá del efecto de otras causas como la transformación del hábitat o la persecución indirecta (Capítulo 1), las poblaciones de alimoche españolas ya presentaban una tendencia negativa a principios de la década de los 80 (Perea y cols. 1989, Capítulo 1), por lo que no se puede descartar un efecto de fondo del clima en el declive de la especie a lo largo de las últimas décadas.



# **Síntesis Final y Conclusiones**



## **Síntesis Final**

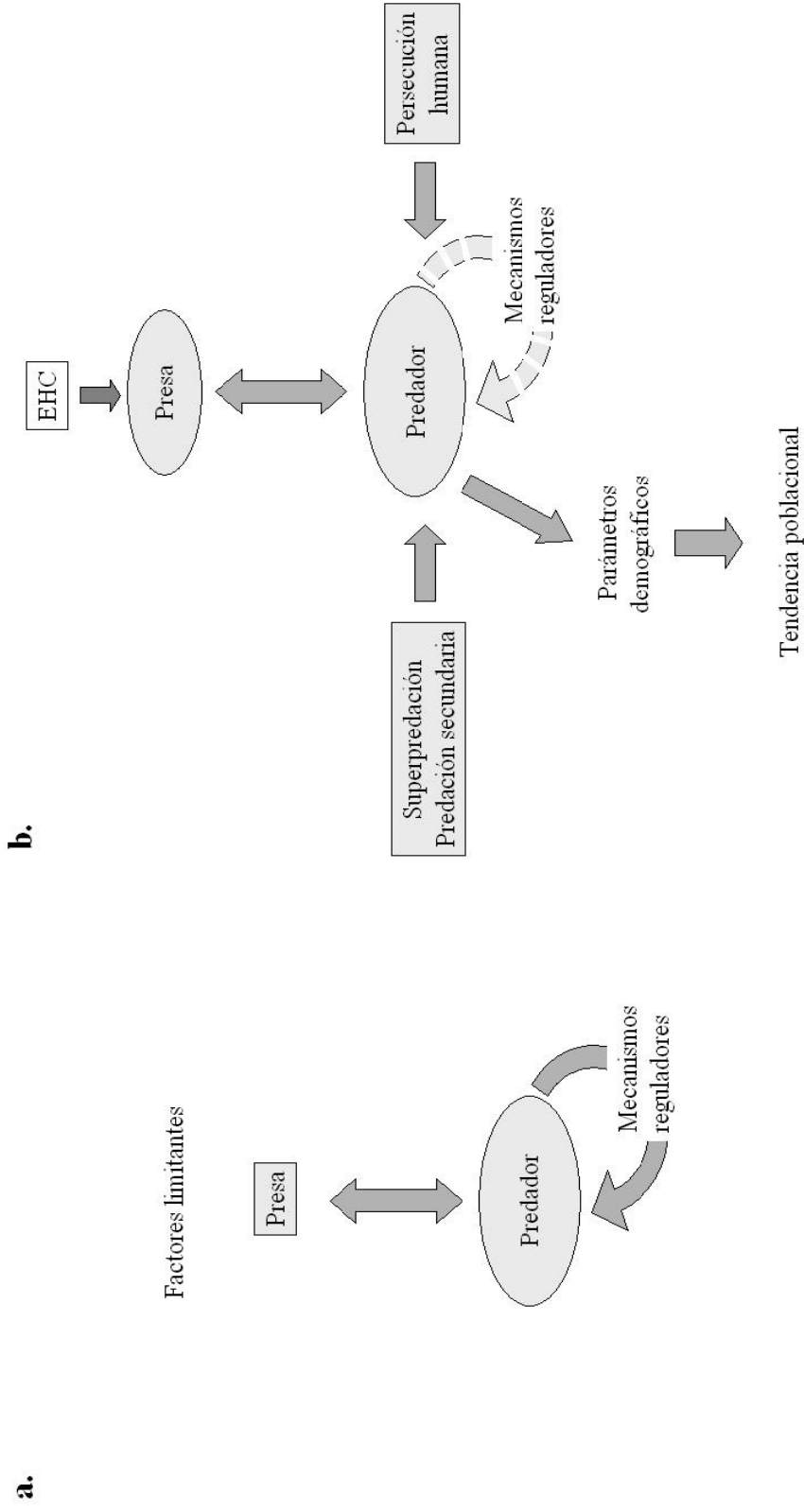
Entender cuáles son los patrones y las causas subyacentes a los cambios temporales en el tamaño o la densidad de las poblaciones es uno de los principales objetivos de la ecología de poblaciones (Royama 1977, Berryman 1989). En este sentido, ha existido a lo largo del último siglo un intenso debate, todavía vigente, acerca de si las poblaciones se encuentran reguladas por mecanismos densodependientes o, por el contrario, limitadas por la disponibilidad de recursos (Berryman y cols. 2002, Berryman 2004, White 2004). Si bien existen abundantes ejemplos de regulación (*sensu* Berryman y cols. 2002, ), determinados factores externos como la pérdida de hábitat o la persecución humana pueden dificultar la detección de estos efectos densodependientes y, en algunos casos, incluso eliminarlos (Woiwod y Hanski 1992, Berryman y Turchin 2001).

En esta tesis hemos encontrado evidencias acerca de cómo la desaparición de una especie clave en un ecosistema, a consecuencia de la irrupción de una enfermedad infecciosa emergente, puede alterar los factores y mecanismos que determinan la dinámica poblacional en especies de predadores. En este caso, el declive de esta especie de presa incrementó la importancia relativa de otros factores que, de forma directa (disponibilidad de alimento) o indirecta (superpredación,

predación secundaria y persecución humana), han actuado como limitantes para las poblaciones de predadores. Más aún, estos factores han llegado a relegar a un segundo plano los mecanismos reguladores naturales de estas poblaciones (Figura 1).

En este sentido, posiblemente uno de los resultados más relevantes y novedosos de esta tesis sea la constatación de cómo la persecución humana puede alterar completamente el vínculo entre los parámetros demográficos o la ocupación espacial de territorios de una especie por una parte y los factores y procesos naturales que los regularían en su ausencia, por otra. La otra gran aportación posiblemente haya que buscarla en el rescate del gran impacto que pueden tener las enfermedades emergentes en el ámbito de un ecosistema. No ya desde el punto de vista del efecto de dichas enfermedades sobre las poblaciones de las especies de huéspedes, sino de forma indirecta sobre las comunidades de predadores, tanto a través de cambios en las relaciones dentro del gremio de predadores, como al provocar el desenlace de un nuevo conflicto entre humanos-predadores y presas.

Los resultados de esta tesis sugieren que la reciente evolución de las poblaciones de alimoche ibéricas se deben fundamentalmente a la existencia de varios factores limitantes de gran impacto. El primero sin ninguna duda es el uso ilegal de veneno para la eliminación de predadores (Capítulos 1 y 2), actividad que como ya se ha comentado a lo largo de la tesis, se incrementó de forma drástica en la década de los 90 a partir de la irrupción de la enfermedad hemorrágica del conejo



**Figura 1.** Cambios producidos por la irrupción de la EHC sobre una población de predadores. La población pasa de estar regulada por procesos naturales (a) a estar limitada por distintos factores (b).

(EHC), que diezmó las poblaciones de conejo común europeo (*Oryctolagus cuniculus*; Villafuerte y cols. 1995, 1998). El uso de veneno ha sido el principal agente promotor de la extinción de territorios, generando en algunas zonas auténticos sumideros para la población, como parece ocurrir en el Valle del Ebro (Capítulo 1).

Sin embargo, como ya se ha mencionado a lo largo de la tesis, el análisis de extinción en función de la ocupación de territorios encierra en realidad dos procesos, por una parte, la muerte de los integrantes del territorio (cuyo agente causal directo en este caso es el veneno) y por otra, el proceso de recolonización (o no) de dicho territorio, que dependerá de las características de dicho territorio (Carrete y cols. 2006a).

El patrón de extinción de territorios no ha sido al azar, lo que indica que, además de la presencia continuada de veneno en determinados territorios, otros elementos han favorecido o reducido su probabilidad de extinción. En concreto, a gran escala parece que la degradación del hábitat ligada a la intensificación de la agricultura tendría un papel negativo importante. A escala más local parece que la probabilidad de reocupación responde más directamente a la disponibilidad de hábitats buenos para las presas naturales de la especie (Capítulo 1). De forma general, la degradación del hábitat sin duda implicó la reducción en la disponibilidad de presas silvestres para el alimoche. Esto, unido al impacto de la EHC sobre las poblaciones de conejo, posiblemente incrementaría la dependencia trófica de fuentes de alimento



alternativas, a menudo de origen antrópico y que en algunos casos, podrían suponer un riesgo para la salud de los individuos (Capítulo 4).

Si bien está bastante establecido lo importante que puede llegar a ser la atracción coespecífica para la estructuración espacial de las poblaciones de especies coloniales (Reed y Dobson 1993, Oro y Pradel, 2000, Serrano y Tella 2003, Serrano y cols. 2003), las evidencias de la importancia que este rasgo comportamental puede tener sobre las aves territoriales son mucho más escasas (Ward y Schlossberg 2004). En este sentido, los resultados de esta tesis son especialmente relevantes ya que indican claramente que, tanto la presencia de dormideros en sus cercanías como la densidad de territorios (medida con un índice de aislamiento), tuvieron un efecto positivo en la persistencia de los territorios, o lo que es lo mismo, que la atracción coespecífica puede condicionar seriamente el patrón de ocupación de territorios de determinadas especies territoriales (Blanco y Tella 1999, Capítulo 1). El efecto de los dormideros en sí mismo ya es un resultado muy relevante, ya que clarifica la funcionalidad que pueden tener estas concentraciones de individuos en especies longevas (Blanco y Tella 1999), algo no conseguido hasta ahora a pesar de las múltiples hipótesis propuestas (Beauchamp 1999).

Estos resultados son muy importantes de cara a entender el patrón de distribución de territorios en esta especie, ya que, frente a un marco de persecución (o de declive ligado a otras causas), los efectos de la atracción coespecífica podrían generar la extinción de territorios en zonas periféricas, reduciendo el área de distribución de estas especies.

Además, la existencia de una alta mortalidad en zonas de alta densidad o en las cercanías de dormideros podría generar una trampa ecológica, al verse atraídos los individuos a dichas zonas. Este podría ser el caso de la población de alimoches del Valle del Ebro, una población que ha sufrido un declive mucho mayor que el detectado en el resto de la península Ibérica (Capítulo 1). Según los modelos de viabilidad de poblaciones (Capítulo 5) y las estimas de supervivencia obtenidas por captura-recaptura en el Capítulo 3, esta población tendría que haber sufrido un declive mucho más marcado que el ocurrido realmente, lo que sugiere que podría haber inmigración de individuos (especialmente en edad reproductora) de otras poblaciones. En este caso, la alta densidad de territorios de esta población y la importancia de sus dormideros, podrían estar atrayendo individuos de otras zonas convirtiéndose por lo tanto en una trampa ecológica (Battin 2004). El hecho de que los dormideros de algunas especies atraigan individuos de zonas muy alejadas (Donázar y cols. 1996, Ursúa 2006, datos propios), sugiere que estas dinámicas podrían tener efectos sobre áreas muy extensas.

Como ya se ha mencionado, en ausencia de factores limitantes externos, es esperable que las poblaciones estén reguladas por procesos naturales. De acuerdo con esto, en el periodo previo a la irrupción de la EHC, uno de los principales limitantes de la productividad fue la densidad de coespecíficos (Capítulo 2). El hecho de que los territorios más productivos sean también los que tuvieron una mayor tasa de ocupación indica que la reducción en productividad en las zonas más

densas estuvo al menos en parte, asociada a la existencia de heterogeneidad en la calidad de los territorios (Sergio y Newton 2003, Capítulo 2). Esta heterogeneidad no solo se vio reflejada en este caso en la productividad, sino que también se expresó en el patrón de extinción de los territorios (Capítulo 1) y la supervivencia de los adultos territoriales (Capítulo 3). Es destacable que, si bien el principal causante de estas diferencias entre territorios sería una distinta presión por persecución, a lo largo de esta tesis se ha podido detectar la existencia de otros factores subyacentes ligados a esta heterogeneidad como las características del hábitat y el entorno social de dichos territorios (Capítulos 1 y 2). De igual manera, desde el punto de vista del individuo, la mortalidad asociada al veneno ha oscurecido el importante efecto de la experiencia de los individuos reproductores sobre la productividad de esta especie (Capítulo 2).

Además de la presencia clara de limitantes asociados a las zonas de cría y a los individuos o las poblaciones, las especies migradoras pueden estar limitadas por procesos que ocurren en sus zonas de invernada o incluso en las zonas de paso migratorio (Newton 2004). En esta tesis se ha detectado la existencia de una limitación en la supervivencia asociada a las condiciones ecológicas que sufren los alimoches en las áreas de invernada del continente africano (Capítulo 3). Si bien la identificación concreta de los factores limitantes que pueden estar actuando en estas zonas es una tarea que queda fuera del alcance de esta tesis, dos factores (no excluyentes) podrían estar detrás de este efecto. Por una parte, las condiciones ecológicas de la franja del Sahel

donde invernan los individuos de esta especie cambian de forma drástica en función de las precipitaciones (Vanacker y cols. 2005), lo que en otras zonas áridas se ha asociado claramente a un aumento en las densidades de pequeños roedores y sus predadores (Holmgren y cols. 2006). Por lo tanto, es posible que tal y como se ha sugerido para otras especies (Schaub y cols. 2005, Szép 1995), el factor limitante que está actuando en esta área sea la disponibilidad de alimento. Por otra parte, parece ser que al menos algunos alimoches se moverían un poco más hacia el sur en años secos (M. de la Riva com. pers.), posiblemente en búsqueda de alimento. En estas zonas más meridionales se ha constatado un marcado declive de casi todas las grandes rapaces, debido posiblemente a la degradación o destrucción de hábitat y a la persecución humana, asociadas ambas al gran crecimiento demográfico de la población humana (Rondeau y Thiollay 2004, Thiollay 2006), lo que indicaría en este segundo caso otra fuente de limitación por presión humana.

#### *Resultados relevantes desde el punto de vista de la conservación*

El hecho de haber sentado con claridad la importancia del veneno como factor de extinción de territorios y como agente desestructurador de la productividad en el alimoche, es de gran importancia desde el punto de vista aplicado, ya que a pesar de ser obvio, el efecto del veneno sobre las poblaciones de rapaces, prácticamente no había sido demostrado empíricamente hasta ahora, ni en España, ni en el resto de Europa

(para excepciones ver Whitfield y cols. 2003, Blanco y Montoya 2004). Así, estos resultados demuestran con una base científica sólida la necesidad de erradicar el uso de este medio de persecución ilegal del medio natural si se quiere garantizar la conservación de las distintas especies de aves carroñeras.

Por otra parte, la política de subsidios seguida por la Unión Europea en el marco de la Política Agraria Comunitaria (PAC) en las últimas décadas ha promovido la roturación y puesta en cultivo de zonas hasta entonces abandonadas o con vegetación natural (Krebs y cols 1999), así como las concentraciones parcelarias con la consiguiente homogeneización de cultivos y eliminación de lindes (Krebs y cols. 1999, Donald y cols. 2001). Estas transformaciones parecen estar detrás del gran declive sufrido por muchas especies de aves asociadas a sistemas agrícolas en los campos europeos (Krebs y cols. 1999, Donald y cols. 2001) y, posiblemente, estén impidiendo la recuperación de las poblaciones ibéricas de conejo en muchas zonas (Angulo 2003, Calvete 2006, Calvete y cols. 2005). Debido al peso que suelen tener otros factores como la persecución o los accidentes con tendidos eléctricos en el declive de las aves rapaces (Newton 1979, Valkama y cols. 2005, Janss y Ferrer 1999), hasta la fecha se le ha dado poca importancia al posible efecto de estas transformaciones. Sin embargo, los resultados de esta tesis indican que estas transformaciones podrían ser un factor muy relevante en los patrones de extinción para este grupo de aves (Carrete y cols. 2002), tal y como lo es para sus presas (Krebs y cols. 1999, Donald y cols. 2001, Angulo 2003, Calvete y cols. 2005, Calvete

2006). Esto sugiere la necesidad de potenciar la implementación de medidas de gestión que permitan el desarrollo de unas prácticas agrícolas y ganaderas de bajo impacto que, garantizando el desarrollo económico del medio rural, sean sostenibles y compatibles con la conservación de las especies (Krebs y cols. 1999, Donald y cols. 2001).

La presencia de cepas resistentes a antibióticos en las muestras de cloaca de alimoche, indica que las aves carroñeras están expuestas a la ingestión descontrolada de fármacos al alimentarse de carroñas de ganado intensivo. El marcado declive sufrido recientemente por las poblaciones de buitres del subcontinente indio, aparentemente debido a la ingestión accidental por parte de los buitres de un fármaco de uso generalizado en el ganado (Green y cols. 2004, Shultz y cols. 2004), es un buen indicador del riesgo que puede suponer la ingestión de fármacos para este grupo de aves. Esto indica la necesidad de tomar medidas urgentes de cara a eliminar el uso de antibióticos y otras sustancias en las prácticas de engorde del ganado o al menos, sustituir el aporte de ganado intensivo en los muladares por animales de origen extensivo o sin tratamientos. Estos datos son especialmente relevantes ya que los muladares son una de las herramientas de manejo más utilizadas por los gestores de la naturaleza para garantizar la conservación de las aves carroñeras (Donázar y cols 1997). Sin embargo, ejemplos como el de la India indican que de continuar el uso masivo de fármacos en la ganadería intensiva, estos muladares podrían convertirse en una trampa mortal para este grupo.

*Líneas futuras de investigación*

A lo largo de la elaboración de este trabajo han surgido diversas preguntas relevantes que se han quedado sin responder y que podrían complementar y desarrollar de manera importante los resultados de esta tesis.

En primer lugar, es destacable que algunos aspectos comportamentales de la especie parecen limitar su capacidad para superar procesos importantes de declive. Así, la edad de la primera reproducción suele adelantarse en especies con una elevada mortalidad adulta. Esto, permite que los individuos inmaduros se incorporen antes a la población reproductora, consiguiendo muchas veces ejercer de tampón demográfico y evitar que se produzcan declives importantes de dichas poblaciones (Ferrer y cols. 2004). Esto contrasta con lo encontrado en la población de alimoche del Valle del Ebro, donde no hay evidencias de una reducción en la edad de la primera reproducción (datos propios) a pesar de haber sufrido un marcado declive de hasta el 50% de los territorios en 25 años (Capítulo 1). Este dato es llamativo ya que la subespecie canaria, sometida también a una elevada mortalidad de adultos reproductores si que parece capaz de reclutarse a edades más tempranas siendo común la incorporación de individuos con cuatro años a la fracción reproductora (incluso con un caso registrado de un individuo con 3 años; L.Gangoso com. pers.). Estos datos sugieren la existencia de algún factor en la población peninsular de alimoche, ya sea de comportamiento o fisiológico en la (Hector y cols. 1990, Newton

1992, Weimerskirch 1992), que limita la edad de la primera reproducción. La identificación de este factor limitante podría arrojar nuevas perspectivas sobre los condicionantes que determinan la edad de la primera reproducción en aves de vida larga.

Un poco unido a estos procesos, la distancia de dispersión natal parece ser extremadamente corta en esta especie (mediana: 17 km en machos y 22 km en hembras) lo que sugiere una gran filopatría. Sin embargo, hay que tener en cuenta que estos datos corresponden a la población del Valle del Ebro, una población muy densa, con un elevado número de huecos en la población debido a la elevada mortalidad de reproductores y con unos territorios situados en general relativamente cerca de los dormideros comunales de la especie (en comparación con el resto de la población ibérica). Sin embargo, estos datos, unidos al hecho de que los dormideros parecen jugar un papel importante en la persistencia, y por lo tanto en el reclutamiento de esta especie sugieren una interesante línea de trabajo de cara a discernir cual es el papel que juega cada uno de estos dos factores (filopatría y atracción coespecífica) en la determinación final del patrón de dispersión en esta especie.

Una tercera línea de trabajo que podría además revelarse como crucial en la conservación de las aves migradoras en el futuro, es la identificación de los factores limitantes a los que se enfrentan estas especies en las zonas de invernada africana. El impacto de las condiciones ecológicas a las que se enfrentan estas especies en las zonas de invernada (Szép 1995, Schaub y cols. 2005, Capítulo 3) y de



los posibles cambios en estas condiciones, a raíz del cambio climático (Capítulo 5) refuerzan la necesidad de avanzar en este sentido.

Ligado a esto último, sería interesante intentar detectar si además del impacto directo en mortalidad de individuos, existen efectos de desgaste (no letales) debido a las condiciones que hayan experimentado estos individuos, tanto en las zonas de invernada como durante el proceso migratorio, que pudieran expresarse en las áreas de cría ("carry-over effects"; Norris y Taylor 2006).

Por último, y ligado a las medidas de gestión y a la conservación de esta y otras especies carroñeras, es necesario profundizar en el conocimiento de los efectos que pueden llegar a tener la presencia de puntos predecibles de alimentación sobre la distribución espacial de los individuos y territorios. Se sabe que los muladares son importantes para mantener los dormideros de esta especie (Donázar y cols. 1996), y según esta tesis, para promover la productividad y la supervivencia de adultos reproductores en determinados territorios. Sin embargo en un reciente estudio con el quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) se ha detectado un efecto negativo de los muladares de gran tamaño y que congregan a un número elevado de individuos, sobre la productividad de esta especie (Carrete y cols. 2006b). Clarificar el efecto que pueden tener distintos tipos y tamaños de puntos de alimentación, así como su situación espacial con respecto a las poblaciones reproductoras y no reproductoras, optimizaría los esfuerzos de conservación para este grupo de aves. Además posiblemente aportaría luz sobre cómo la estructuración espacial de la disponibilidad de alimento puede

determinar la estructura espacial de la distribución de distintas especies.

## CONCLUSIONES

1. La irrupción de la enfermedad hemorrágica del conejo (EHC) en España diezmó las poblaciones de conejo silvestre europeo (*Oryctolagus cuniculus*). Esto provocó cambios en las comunidades de predadores, limitando directamente sus poblaciones a través de la reducción en la disponibilidad de alimento y, de forma indirecta, a través de la superpredación, la intensificación del efecto de la degradación del hábitat y, sobre todo, la activación de un conflicto entre predadores, presas y el hombre. Estos resultados indican claramente que las enfermedades emergentes, más allá del impacto directo que pueden tener sobre las especies huéspedes a las que afectan, pueden provocar de forma indirecta profundos cambios en los ecosistemas.
2. El conflicto predador-presa-hombre disparó el uso ilegal de veneno para el control de predadores, lo que incidió directamente en la mortalidad de muchas aves carroñeras especialistas y oportunistas. Sin embargo, el patrón de extinción de territorios de alimoche indica que, además, las características intrínsecas de cada territorio (hábitat, cercanía a cospecíficos) pueden jugar un papel determinante en su recolonización o, por el contrario, su extinción a largo plazo.
3. A escala local, la población de alimoche mostró una respuesta funcional (cambio en la dieta) y, en algunas zonas, numérica (caída

en la productividad) frente a la reducción en la disponibilidad de su principal presa (el conejo).

4. La persecución humana ha desvinculado, en gran medida, la productividad del alimoche de los factores naturales que la regulaban previamente, oscureciendo el efecto de factores como la disponibilidad de recursos o la experiencia reproductiva de los individuos.
5. La supervivencia de los alimoches se incrementó con la edad hasta los cinco años, momento en que los individuos adquieren el plumaje de adulto. En este periodo, la supervivencia desciende para alcanzar sus máximos a partir de los 6 años, cuando los alimoches se incorporan a los territorios de cría. Esto sugiere un coste de la fase dispersiva inmediatamente previa a la incorporación a la población reproductiva o, alternativamente, una elevada tasa de dispersión de estos individuos.
6. La supervivencia de los pollos fue independiente del sexo, la fecha de nacimiento, el orden en la pollada, la condición física o la calidad del territorio de nacimiento, lo que sugiere que los pollos volantones de esta especie son de calidad homogénea.
7. Se detectó un claro efecto sobre la supervivencia de las condiciones ecológicas que experimentan los individuos en sus zonas de invernada (productividad primaria), lo que apunta a la existencia de factores limitantes asociados a la estrategia de vida migratoria de esta especie. El fuerte efecto de la calidad de los territorios en la

- supervivencia de los adultos territoriales podría estar reflejando una menor persecución en los territorios más productivos.
8. El grado de similitud en la composición de la flora intestinal del alimoche en tres poblaciones peninsulares parece estar determinada por las similitudes en la dieta, mientras que la particular composición de la flora de la población canaria de la especie parece provenir de la presencia de una flora bacteriana propia.
  9. La presencia de cepas resistentes a antibióticos en la flora intestinal de los alimoches indica que los individuos que se alimentan de ganado intensivo están expuestos al consumo de los fármacos. La práctica ausencia de cepas resistentes a antibióticos de *Staphylococcus epidermidis*, una bacteria transeúnte adquirida a través del consumo de conejo, refuerza la idea de que el vector a través del cual los alimoches adquieren estas cepas resistentes es el ganado intensivo. Este resultado es extremadamente importante ya que la implementación de muladares es la medida de conservación más utilizada en las estrategias de manejo de aves carroñeras.
  10. La tendencia de la población de alimoches del Valle del Ebro sigue siendo negativa a pesar de haberse moderado la tasa de declive en los últimos años. Las mejoras aisladas en la supervivencia adulta, la supervivencia juvenil o la productividad no podrían revertir esta tendencia. Sin embargo, estas mejoras no son efectivas en presencia de persecución humana.
  11. Las condiciones climáticas en África afectan notoriamente la tendencia poblacional del alimoche, reforzando la importancia que

pueden tener los factores limitantes ligados a las áreas de invernada en la dinámica poblacional de especies migradoras.

## **BIBLIOGRAFÍA**





- Aarestrup, F.M., Seyfarth, A.M., Emborg, H.D., Pedersen, K., Hendriksen, R.S. y Bager, F. 2001. Effect of abolishment of the use of antimicrobial agents for growth promotion on occurrence of antimicrobial resistance in fecal enterococci from food animals in Denmark. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy* **45**:2054-2059.
- Agustín, A.I., Carramiñana, J.J., Rota, C. y Herrera, A. 2005. Antimicrobial resistance of *Salmonella* spp. from pigs at slaughter in Spain in 1993 and 2001. *Letters in Applied Microbiology* **41**:39-44.
- Altwegg, R., Roulin, A., Kestenholz, M. y Jenni, L. 2003. Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls, *Tyto alba*. *Journal of Animal Ecology* **72**: 391-399.
- Amar, A. y Redpath, S.M. 2005. Habitat use by Hen Harriers *Circus cyaneus* on Orkney: implications of land-use change for this declining population. *Ibis* **147**: 37-47.
- Amar, A., Arroyo, B., Redpath, S. y Thirgood, S. 2004. Habitat variability predicts grouse predation rates by hen harriers. *Journal of Applied Ecology* **41**: 305-314.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat: a review. *Oikos* **71**:355 366.
- Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.

- Angelstam, P., Lindström, E. y Widén, P. 1984. Role of predation in short-term fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* **62**: 199-208.
- Angulo, E. 2003. *Factores que afectan a la distribución y abundancia del conejo en Andalucía*. Tesis de doctorado. Universidad Complutense, Madrid.
- Angulo, E. y Cooke, B. 2002. First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit. *Molecular Ecology* **11**: 2703-2709.
- Angulo, F.J., Nunnery, J.A. y Bair, H.D. 2004. Antimicrobial resistance in zoonotic enteric pathogens. *Revue Scientifique et Technique-Office International des Epizooties* **23**:467-496.
- Armstrong, D.P., Davidson, R.S., Perrot, J.K., Roygard, J. y Buchanan, L. 2005. Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology* **74**:160-170.
- Balbontín, J., Penteriani, V. y Ferrer, M. 2003. Variations in the age of mates as an early warning signal of changes in population trends?. The case of Bonelli's eagle in Andalusia. *Biological Conservation* **109**: 417-423.
- Balbontin, J., Penteriani, V. y Ferrer, M. 2005. Humans act. against the natural process of breeder selection: a modern. sickness for animal populations? *Biodiversity and Conservation* **14**:179-186.
- Balmford, A., Mace, G. y Ginsberg J. 1998. Challenges to conservation in a changing world. En *Conservation in a Changing World*. Mace,

- G.M., Balmford, A. & Ginsberg, J. (eds.), pp. 1-28. Cambridge University Press, Cambridge
- Bangert, R.L., Ward, A.C.S., Stauber, E.H., Cho, B.R. y Widders, P.R. 1988. A survey of the aerobic bacteria in the feces of captive raptors. *Avian Diseases* **32**:53-62.
- Barrios, L. y Rodríguez, A. 2004. Behavioural and environmental correlates of soaring-bird mortality at on-shore wind turbines. *Journal of Applied Ecology* **41**: 72-81.
- Barza, M. 2002. Potential mechanisms of increased disease in humans from antimicrobial resistance in food animals. *Clinical Infectious Diseases* **34** (Suppl. 3), S123-S125.
- Barza, M. y Travers, K. 2002. Excess infections due to antimicrobial resistance: the 'Attributable Fraction'. *Clinical Infectious Diseases* **34** (Suppl. 3): S126-S130.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* **18**: 1482-1491.
- Beauchamp G, 1999. The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behavioural Ecology* **10**: 675-687
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1999. *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Beissinger, S.R. y Westphal, M.I. 1998, On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* **62**: 821- 841.

- Beissinger, S.R. y McCullough, D.M.R. 2002, *Population viability analysis*. University of Chicago Press, Chicago).
- Bell, B.D. y Merton, D.V. 2002. Critically endangered bird populations and their management. En *Conserving Bird Biodiversity*, K.Norris, & D.J.Pain (eds.), pp.105-139. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bengis, R.G., Leighton, F.A., Fischer, J.R., Artois, M., Mörner, T. y Tate, C.M. 2004. The role of wildlife in emerging and re-emerging zoonoses. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* **23**: 497-511.
- Benítez, J.R., Sánchez-Zapata, J.A., De la Riva, M., Hernández, F.J., Carrete, M. y Donázar, J.A. 2003. Demografía y conservación del Alimoche (*Neophron percnopterus*) en el Sistema Bético Occidental. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural* **4**:215-226.
- Benítez, J.R., Donázar, J.A., De la Riva, M., Hiraldo, F., Hernández, F. J., Ceballos, O., Barcell, M., Grande, J.M. y Sánchez-Zapata, J.A. 2004. Tras la pista del alimoche en África. *Quercus* **222**: 12-18.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole L. y Crick, H.Q.P. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* **39**: 673.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. y Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity, is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 182-188.

- Berggren, A., Armstrong, D. P. y Lewis, R. M. 2004. Delayed plumage maturation increases overwinter survival in North Island robins. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B* **271**: 2123-2130.
- Berthold, P., 2001. *Bird Migration: A General Survey*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Berryman, A.A. 1989. The conceptual foundations of ecological dynamics. *Bulletin of the Ecological Society of America* **70**: 230-236.
- Berryman, A.A. 2004. Limiting factors and population regulation. *Oikos* **105**:667-670.
- Berryman A.A. y Turchin, P. 2001. Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* **92**: 265-270.
- Berryman, A.A., Lima, M. y Hawkins, B.A. 2002. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos* **99**: 600-606.
- Bijleveld, M. 1974. *Birds of Prey in Europe*. MacMillan Press, London, UK.
- Bird, D.M., Varland, D.E. y Negro, J.J. 1996. *Raptors in Human Landscapes. Adaptations to Built and Cultivated Environments*. Academic Press, London.
- BirdLife International. 2004. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status* (available at: <http://www.birdlife.org/datazone/species/BirdsInEuropeII>).
- Blanco, G. y Tella, J.L. 1999. Temporal, spatial and social segregation of red-billed choughs between two types of communal roost: a role

- for mating and territory acquisition. *Animal Behaviour* **57**: 1219–1227.
- Blanco, G. y Montoya, R. 2004. Landscape muladares or poisoning? using GIS to assess factors behind decline of breeding red kites (*Milvus milvus*) in Spain. Pages – in *Spatial analysis in raptor ecology and conservation*. R. B. T. Rodríguez-Estrella, editor. CIBNOR, Mexico.
- Blanco, G. y Viñuela, J. 2004. Milano negro, *Milvus migrans*. En *Libro rojo de las aves de España* (eds A. Madroño, C. González y Atienza, J. C.). Dirección General para la Biodiversidad / SEO-BirdLife, Madrid, Spain.
- Blanco, G., Tella, J.L. y Torre, I. 1998. Traditional farming and key foraging habitats for chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in a Spanish pseudosteppe. *Journal of Applied Ecology* **35**: 232-239.
- Blumstein, D.T. y Fernández-Juricic, E. 2004. The emergence of conservation behavior. *Conservation Biology* **18**: 1175-1177.
- Böhning-Gaese, K., 1992. Causes for the decline of European songbirds – an analysis of the migratory bird trapping data of the Mettnau-Reit-Illmitz Program. *Journal fur Ornithology* **133**: 413–425.
- Böhning-Gaese, K., Bauer, H.G. 1996. Changes in species abundance, distribution, and diversity in a central European bird community. *Conservation Biology* **10**: 175–187.
- Borcard, D. y Legendre, P. 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid

- mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics* **1**: 37–61.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1045-1055.
- Boulinier, T. y Danchin, E. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. *Evolutionary Ecology* **11**: 505-517.
- Breitenmoser, U. 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. *Biological Conservation* **83**: 279–289.
- Breitwisch, R. 1989. Mortality patterns, sex ratios, and parental investment in monogamous birds. *Current Ornithology* **6**:1-50.
- Brickle, N.W., Harper, D.G.C., Aebischer, N.J. y Cockayne, S.J. 2000. Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology* **37**: 742–755.
- Brook, B.W. 2000. Pessimistic and optimistic bias in population viability analysis. *Conservation Biology* **14**:564-566.
- Brook, B.W., O'Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R. y Frankham, R. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* **404**: 385-387.
- Burgman, M.A., Ferson, S. y Akçakaya, H.R. 1993. *Risk assessment in conservation biology*. London: Chapman and Hall.
- Burgman, M.A. 2000: Population viability analysis for bird conservation: prediction, heuristics, monitoring and psychology. *Emu* **100**:347–353.

- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 353 pp.
- Cade, T.J. 1986. Reintroduction as a method of conservation. *Raptor Research Report* **5**:72-84.
- Calvete, C. 2006. Modelling the effect of population dynamics on the impact of rabbit haemorrhagic disease. *Conservation Biology*. En prensa.
- Calvete, C. y Estrada, R. 2002. *Distribución del conejo silvestre en las provincias de Zaragoza y Huesca. Factores que afectan a su abundancia*. R-21236. Informe inédito Dpto. Medio Ambiente. Diputación General de Aragón.
- Calvete, C., Estrada, R., Angulo, E. y Cabezas-Ruiz, S. 2004. Habitat factors related to wild rabbit conservation in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* **19**: 533–544.
- Calvete, C., Estrada, R., Cabezas, S. y Angulo, E. (2005). *Actuaciones en materia de poblaciones de conejo silvestre en la C.A. de Aragón*. Informe técnico R-51729, Dpto. Medio Ambiente. Gobierno de Aragón.
- Cam, E. y Monnat, J.-Y. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology* **69**:380–394.
- Campión, D. 2004. *Respuesta de las aves de presa frente a las transformaciones de ambientes agroforestales mediterráneos*:



- hábitats de nidificación y campeo*. Tesis de doctorado, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España.
- Cardillo, M. y Bromham, L. 2001. Body size and risk of extinction in Australian mammals. *Cons. Biol.* 15:1435-1440.
- Carrete, M. y Donázar, J.A. 2005. Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the Cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological conservation* **126**: 582-590.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Martínez, J.E., Sánchez, M.A. y Calvo, J.F. 2002. Factors influencing the decline of a Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* population in southeastern Spain: demography, habitat or competition? *Biodiversity and Conservation* **11**: 975-985.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J.F. y Lande, R. 2005. Demography and habitat availability in territorial occupancy of two competing species. *Oikos* **108**: 125-136.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Tella, J.L., Moleón, M. y Gil-Sánchez, J.M. 2006a. Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, density-dependence, and parental age. *Oikos* **112**: 680-690.
- Carrete, M., Donázar, J.A. y Margalida, A. 2006b. Population increase causes productivity depression in Pyrenean bearded vultures: the need of considering density-dependence processes in conservation plans. *Ecological Applications*, en prensa.

- Ceballos, O. 1991. *Repercusión de la Parvovirus sobre las poblaciones del conejo de campo Oryctolagus cuniculus en Navarra*. Informe inédito, Servicio de Medio Ambiente, Gobierno de Navarra, España.
- CEC. 1991. *CORINE Land Cover*. Commission of the European Communities: ECSC-EEC-EAEC, Brussels, Luxembourg.
- CEC. 1999. *CORINE Land Cover*. Commission of the European Communities: ECSC-EEC-EAEC, Brussels, Luxembourg.
- Chamaillé-Jammes, S., Massot, M., Aragón, P. y Clobert, J. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology* **12**: 392-402.
- Chapman, A.P., Brook, B.W., Clutton-Brock, T.H., Grenfell, B.T. y Frankham, R. 2001. Population viability analyses on a cycling population: a cautionary tale. *Biological Conservation* **97**:61-69.
- Chen, H., Smith, G.J.D., Li, K.S., Wang, J., Fan, X.F., Rayner, J.M., Vijaykrishna, D., Zhang, J.X. Zhang, L.J., Guo, C.T., Cheung, C.L., Xu, K.M., Duan, L., Huang, K., Qin, K., Leung, Y.H., Wu, W.L., Lu, H.R., Chen, Y., Xia, N.S., Naipospos, T.S., Yuen, K.Y., Hassan, S.S., Bahri, S., Nguyen, T.D., Webster, R.G., Peiris, J.S. y Guan, Y. 2006. Establishment of multiple sublineages of H5N1 influenza virus in Asia: implications for pandemic control. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**: 845-2850.

- Chevan, A., y Sutherland, M. 1991. Hierarchical partitioning. *The American Statistician* **45**: 90-96.
- Childs, J., Shope, R.E., Fish, D., Meslin, F.X., Peters, J.C., Johnson, K., Debess, E., Dennis, D. y Jenkins, S. 1998 . Emerging Zoonoses. *Emerging Infectious Diseases* **4**: 453-4.
- Choquet, R., Reboulet, A.-M., Pradel, R. y Lebreton, J.D. 2002. U\_Care: user's guide 1.4. CEFÉ-CNRS, Montpellier, France. [Online URL: <ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/>].]
- Conover, M. R., Reese, J.G. y Brown, A. D. 2000. Costs and benefits of subadult plumage in mute swans: testing the hypotheses for the evolution of delayed plumage maturation. *American Naturalist* **156**: 193-200.
- Cooch, E. y White, G. 2004. *Program MARK, a gentle introduction*. <<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>>.
- Corney, P.M., Le Duc, M.G., Smart, S.M., Kirby, K.J., Bunce, R.G.H. y Marrs, R.H. 2004. The effect of landscape-scale environmental drivers on the vegetation composition of British woodlands. *Biological Conservation* **120**: 491-505.
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E. y Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:219-221.
- Courtchamp, F., Clutton-Brock, T. y Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allée effect. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 405-410.

- Couto, S., Ruiz, A. y Gutiérrez, J.E. 2005. Impacto potencial del uso ilegal de cebos envenenados en la reintroducción del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en Andalucía. Fundación Gypaetus, Jaén.
- Cramp, S. y Simmons, K.E.L. 1980. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford University press, Oxford, U.K.
- Cross, P.C. y Beissinger S.R. 2001. Using logistic regression to analyze the sensitivity of PVA models: a comparison of methods based on African Wild Dogs. *Conservation Biology* 15:1335-1346.
- Croxall, J. P., Rothery, P., Pickering, S.P.C. y Prince, P.A. 1990. Reproductive performance, recruitment and survival of wandering albatrosses *Diomedea exulans* at Bird Island, South Georgia. *Journal of Animal Ecology* **59**: 775-796.
- Cushman, S.A. y McGarigal, K. 2002. Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* **17**: 637-646.
- Daszak, P., Cunningham, A.A. y Hyatt, A.D. 2000. Emerging infecting diseases of wildlife: threats to biodiversity and human health. *Science* **287**:443-449.
- Davis, S. E., Nager, R., G. y Furness, R. W. 2005. Food availability affects adult survival as well as breeding success of parasitic jaegers. *Ecology* **86**: 1047-1056.
- DeBoer, L.R., Slaughter, D.M., Applegate, R.D., Sobieski, R.J. y Crupper, S.S. 2001. Antimicrobial susceptibility of staphylococci

- isolated from the faeces of wild turkeys (*Meleagris gallopavo*).  
*Letters in Applied Microbiology* **33**:382-386.
- Deckers, B., Hermy, M. y Muys, B. 2004. Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica* **26**: 23-37.
- del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. 1994. *Handbook of the birds of the World*, Vol 2: New World vultures to Guinea Fowls. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Moral, J.C. y Martí, R. (eds). 2002. *El alimoche común en España y Portugal. I Censo Coordinado. Año 2000*. Monografía nº 8. SEO/BirdLife. Madrid.
- Delibes, M. e Hiraldo, F. 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. En: Myers, K. & MacInnes, C.D. (ed.). Proceedings of the World Lagomorph Conference, University of Guelph, Ontario. pag 614-622.
- Delibes, M., Gaona, P., y Ferreras, P. 2001. Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection. *American Naturalist* **158**: 277-285.
- den Held, J.D., 1981. Population changes of the Purple Heron in relation to drought in the wintering area. *Ardea* **69**: 185-191.
- Dennis, B., Mulholland, P.L. y Scott, J.M. (1991) Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs* **16**:115-143.

- Diamond, J. 1989. *Overview of recent extinctions. Conservation for the Twenty-first century* (eds. D. Western and M. Pearl). Oxford University Press, New York.
- Dobbin, G., Hariharan, H., Daoust, P., Hariharan, S., Heaney, S., Coles, M., Price, L. y Muckle, C.A. 2005. Bacterial flora of free-living double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*) chicks on Prince Edward Island, Canada, with reference to enteric bacteria and antibiotic resistance. *Comparative Immunology Microbiology and Infectious Diseases* **28**:71-82.
- Donald, P.F., Green, R.E. y Heath, M.F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B* **268**: 25-29.
- Donázar, J.A. 1985. Alimoche, Sai-zuria, *Neophron percnopterus*. En *Navarra, Atlas de aves nidificantes*. J. Elósegui (ed.). Caja de Ahorros de Navarra, Pamplona.
- Donázar, J.A. 1992. Muladares y basureros en la biología y conservación de las aves en España. *Ardeola* **39**: 29-40.
- Donázar, J.A. 1993. *Los Buitres Ibéricos. Biología y Conservación*. J.M. Reyero (ed.), Madrid, Spain.
- Donázar, J.A. 2004. Alimoche Común, *Neophron percnopterus*. *Libro rojo de las aves de España* (eds. A. Madroño, C. González and Atienza, J.C.). Dirección General para la Biodiversidad / SEO-BirdLife, Madrid, Spain.

- Donázar, J.A. y Ceballos, O. 1988a. Alimentación y tasas reproductoras del alimoche (*Neophron percnopterus*) en Navarra. *Ardeola* **35**: 3-14.
- Donázar, J.A. y Ceballos, O. 1988b. Red fox predation on fledglings Egyptian vulture. *Journal of Raptor Research* **22**: 88.
- Donázar, J.A. y Ceballos, O. 1989. Growth rates of nestling Egyptian vultures *Neophron percnopterus* in relation to brood size, hatching order and environmental factors. *Ardea* **77**:217-226.
- Donázar, J.A., Ceballos, O. y Tella, J.L. 1996. Communal roosts of Egyptian vultures (*Neophron percnopterus*): dynamics and implications for the species conservation. Pages 189-201 in J. Muntaner and J. Mayol, editors. *Biology and conservation of Mediterranean raptors*. Monografía SEO-BirdLife. Madrid, Spain.
- Donázar, J.A., Naveso, M.A., Tella, J.L y Campión, D. 1997. *Extensive grazing and raptors in Spain*. Pages 117-149 in D. Pain and M. W. Pienkowski, editors. *Farming and Birds in Europe*. Academic Press, London.
- Donázar J.A., Travaini A., Ceballos O., Rodríguez A., Delibes M. y Hiraldo F. 1999. Effects of sex-associated competitive asymmetries on foraging group structure and despotic distribution in Andean Condors. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**: 55-67.
- Donázar, J.A., Palacios, C.J., Gangoso, L., Ceballos, O., González, M.J. e Hiraldo, F. 2002. Conservation status and limiting factors in the

- endangered population of Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *Biological Conservation* **107**: 89-97.
- Donázar, J.A., Sánchez-Zapata, J.A., Benítez, J.R., Carrete, M., de la Riva, M., Hernández, F. 2003. *Modelo demográfico del alimoche en Andalucía: Aplicación a la conservación*. Informe inédito, Estación Biológica de Doñana-CSIC/Junta de Andalucía.
- Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S. Fortin, M.-J., Jakomulska, A., Miriti, M. y Rosenberg, M. S. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* **25**: 626-640.
- Eberhardt, L.L., 2002. A paradigm for population analysis of longlived vertebrates. *Ecology* **83**:2841-2854.
- Ens, B.J., Weissing, F.J. y Drent, R.H. 1995. The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *American Naturalist* 146: 625-650.
- Espie, R.H.M., Oliphant, L.W., James, P.C., Warkentin, I.G. y Lieske, D.J. 2000. Age-dependent breeding performance in Merlins (*Falco columbarius*). *Ecology* **81**: 3404-3415.
- Etheridge, B., Summers, R.W. y Green, R.E. 1997. The effects of illegal killing and destruction of nests by humans on the population dynamics of the hen harrier *Circus cyaneus* in Scotland. *Journal of Applied Ecology* **34**: 1359-1364.
- Etterson, M.A. 2003. Conspecific attraction in loggerhead shrikes: implications for habitat conservation and reintroductions. *Biological Conservation* **114**: 199-205.



- Fagan, W.F., Meir, E., Prendergast, J., Folarin, A. y Kareiva, P.M. 2001. Characterizing vulnerability to extinction for 758 speices. *Ecology Letters* **4**: 132-138.
- Fallacara, D.M., Monahan, C.M., Morishita, T.Y. y Wack, R.F. 2001. Fecal shedding and antimicrobial susceptibility of selected bacterial pathogens and a survey of intestinal parasites in free-living waterfowl. *Avian Diseases* **45**:128-135.
- Fernández, C. 1993. Effect of the Viral Haemorrhagic Pneumonia in the wild rabbit on the diet and breeding success of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **48**: 323-329.
- Fernández, C., Azcona, P. y Donázar, J.A. 1996. Density-dependent effects on productivity in the Griffon Vulture *Gyps fulvus*: then role of interference and habitat heterogeneity. *Ibis* **140**: 64-69.
- Fernández, F.J. 1994. El alimoche en el refugio de rapaces de Montejo. Biblioteca 9, 137–181. Ayto. Aranda de Duero.
- Ferrer, M., 2001. *El águila imperial ibérica*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Ferrer, M. y Calderón, J., 1990. The Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti* C.L. Brehm 1861 in Doñana National Park (south west Spain): a study of population dynamics. *Biological Conservation* **51**:151–161.
- Ferrer, M. y Donázar, J.A. 1996. Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. *Ecology* **77**: 69-74.

- Ferrer, M. y Penteriani, V. 2003. A process of pair formation leading to assortative mating: passive age-assortative mating by habitat heterogeneity. *Animal Behaviour* **66**: 137-143.
- Ferrer, M. y Negro, J. 2004. The near extinction of two large European predators: super specialists pay a price. *Conservation Biology* **18**: 344-349.
- Ferrer, M., Otalora, F. y García-Ruiz, J.M. 2004. Density-dependent age of first reproduction as a buffer affecting persistence of small populations. *Ecological Applications* **14**:616-624.
- Ferreras, P., Aldama, J.J., Beltrán, J.F. y Delibes, M. 1992. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx, *Felis pardina*, (Temminck). *Biological Conservation* **61**: 197-202.
- Ferreras, P., Delibes, M., Palomares, F., Fedriani, J. M., Calzada, J. y Revilla, E. 2004. Proximate and ultimate causes of dispersal in the Iberian lynx *Lynx pardinus*. *Behavioural Ecology* **15**: 31-40.
- Fischer, J.R., Stallknecht, M., Luttrell, P., Dhondt, A.A., Converse, K.A. 1997. Mycoplasmal conjunctivitis in wild songbirds: the spread of a new contagious disease in a mobile host population. *Emerging Infectious Diseases* **3**:69-72.
- Forero, M.G., Donazar, J.A. y Hiraldo, F. 2002. Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of Black kites. *Ecology* **83**: 858-872.
- Forslund, P. y Pärt, T. 1995. Age and reproduction in birds: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:374-378.

- Forsman, D. 1999. *The Raptors of Europe and the Middle East: a Handbook of Field Identification*. T. & A. D. Poyser, London.
- Franklin, A.B., Anderson, D.R., Gutiérrez, R.J. y Burnham, K. P. 2000. Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs* **70**: 539-590.
- Frederiksen, M. y Bregnballe, T. 2000. Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resights. *Journal of Animal Ecology* **69**: 737-752.
- Friend, M. y Franson, C.J. 1999. *Field Manual of Wildlife Diseases*, U.S. Government Printing Office & USGS, Washington, D.C.
- Friend, M., McLean, R.G. y Dein, F.J. 2001. Disease emergence in birds: challenges for the twenty-first century. *Auk* **118**: 290-303.
- Garzon, J. 1974. Contribución al estudio del estatus, alimentación y protección de las Falconiformes en España Central. *Ardeola* **19**: 279-330.
- Gaston, K.J. y Blackburn, T.M. 1995. Rarity and body size: some cautionary remarks. *Conservation Biology* **9**: 210-213.
- Gibson, L.A., Wilson, B.A., Cahill, D.M. y Hill, J. 2004. Spatial prediction of rufous bristlebird habitat in a coastal heathland: a GIS-based approach. *Journal of Applied Ecology* **41**: 213-223.
- Gilpin, M.E. y Soul, M.E. 1986. Minimum viable populations: The processes of species extinctions. En *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. M. Soulé (Ed.), pp. 13-34. Sunderland Mass: Sinauer Associates.

- Ginzburg, L., Slobodkin, L.B., Johnson, K. y Bindman A.G. (1982) Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth. *Risk Analysis* **2**:171–181.
- Golet, G.H., Irons, D.B. y Estes, J.A.. 1998. Survival costs of chick rearing in Black-legged Kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* **67**:827-841.
- González, L.M. y Oria, J. 2004. Águila imperial, *Aquila adalberti*. *Libro rojo de las aves de España* (eds A. Madroño, C. González y Atienza, J. C.). Dirección General para la Biodiversidad / SEO-BirdLife, Madrid, Spain.
- Gordo, O., Brotons, L., Ferrer, X. y Comas, P. (2005) Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds?. *Global Change Biology*: **11**:12–21.
- Graham, K., Beckerman, A. y Thirgood, S.J. 2005. Human-predator-prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation* **122**: 159-171.
- Grande, J.M., Donázar, J.A., Ceballos, O., Tella, J.L., Serrano, D. y Carrete, M. 2004. *El Alimoche en el Valle Medio del Ebro: Factores de mortalidad, análisis demográfico y propuestas de conservación*. Informe inédito CSIC-Diputación General de Aragón.
- Green, R.E., Pienkowski, M.W. y Love, J.A. 1996. Long-term viability of the re-introduced population of the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla* in Scotland. *Journal of Applied Ecology* **33**:357–368.

- Green, R.E., Newton, I., Shultz, S., Cunningham, A.A., Gilbert, M., Pain, D.J. y Prakash, V. 2004. Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *Journal of Applied Ecology* **41**: 793-800.
- Green, J.L., Hastings, A., Arzberger, P., Ayala, F.J., Cottingham, K.L., Cuddington, K., Davis, F., Dunne, J.A., Fortin, M.J., Gerber, L. y Neubert, M. 2005. Complexity in ecology and conservation: mathematical, statistical, and computational challenges. *BioScience* **55**: 501-510.
- Greene, C.M. y Stamps, J.A. 2001. Habitat selection at low population density. *Ecology* **82**: 2091-2100.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**: 1140-1162.
- Greko, C. 1999. Antibiotics as growth promoters. *Acta Veterinaria Scandinavica* **92**: 87-100.
- Guillemette, M. y Larsen, J.K. 2002. Postdevelopment experiments to detect anthropogenic disturbances: the case of sea ducks and wind parks. *Ecological Applications* **12**: 868-877.
- Haig, S.M. 1998. Molecular contributions to conservation. *Ecology* **79**: 413-425.
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E., Koivunen, V. y Ydenberg, R. 2002. Survival of male Tengmalm's owls under temporally varying food conditions. *Oecologia* **131**: 83-88.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

- Hanssen, S.A., Hasselquist, D., Folstad I. y Erikstad, K.E. 2005. Costs of reproduction in a long lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **272**, 1039-1046.
- Harris, W.J. y Trehwella. 1988. An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Journal of Applied Ecology* **25**:409-422.
- Harris, M.P., Halley, D.J. y Wanless, S. 1992. The post-fledgling survival of young guillemots *Uria aalge* in relation hatching date and growth. *Ibis* **134**: 335-339.
- Hector, J.A.L., Pickering, S.P.C., Croxall, J.P. y Follett, B.K. 1990. The endocrine basis of deferred sexual maturity in the wandering albatross, *Diomedea exulans* L. *Functional Ecology* **4**: 59-66.
- Held, I.M., Delworth, T.L, Lu, J., Findell, K.L. y Knutson, T.R. 2005. Simulation of Sahel drought in the 20th and 21st centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**:17891-17896.
- Henriques Normark, B. y Normark, S. 2002. Evolution and spread of antibiotic resistance. *Journal of Internal Medicine* **252**:91-106.
- Hirzel, A. H., Posse, B., Oggier, P.-A., Crettenand, Y., Glenz, C. y Arlettaz, R. 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. *Journal of Applied Ecology* **41**:1103-1116
- Holmgren M., Stapp, P., Dickman, C.R., Gracia, C., Graham, S., Gutiérrez, J.R., Hice, C., Jaksic, F., Kelt, D.A., Letnic, M., Lima,

- M., López, B.C., Meserve, P.L., Milstead, W.B., Polis, G.A., Previtali, M.A., Richter, M., Sabaté, S. y Squeo, F.A. 2006. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**: 87-95.
- Holt, J.G., Krieg, N.R., Sneath, P.H.A., Staley, J.T. y Williams, S.T. 1994. *Bergey's manual of systematic bacteriology*, Vol 1 and 2. Williams & Wilkins. Baltimore, Maryland.
- Hubálek, Z. 1994. Pathogenic microorganisms associated with free-living birds (a review). *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemicae-Brno* **28**:1-74.
- Jablonski, D. 1993. Mass extinctions: new answers, new questions. En *The Last Extinction*, Second Edition, L. Kaufman and K. Mallory (eds.) pp.47-68. MIT Press: MA.
- Janss, G.F.E. y Ferrer, M. 1999. Avian electrocution on power poles. European experiences. En: *Birds and power lines. Collision, Electrocution and Breeding*, pages. 145-159. Ferrer, M. & Janss, G.F.E. (eds). Editorial Quercus, Madrid
- Jones, C.G., Groombridge, J.J. y Nicoll, M.A.C. 2002. The genetic and population history of the Mauritius kestrel. En *Raptors 2000*, Chancellor, R.D., Meyburg, B.-U. (eds.) WWGBP/Hancock House.
- Jullien, M. y Thiollay, J.M. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography* **23**: 7-25.

- Kanyamibwa, S., Bairlein, F. y Schierer, A. 1993. Comparison of survival rates between populations of the white stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. *Ornis Scandinavica* **24**: 297–302.
- Kauffman, M.J., Pollock, J.F. y Walton, B. 2004. Spatial structure, dispersal, and management of a recovering raptor population. *American Naturalist* **164**:582-597.
- Kirk, D.A. y Hyslop, C. 1998. Population status and recent trends in Canadian raptors: a review. *Biological Conservation* **83**: 91–118.
- Kokko, H., Harris, M. P. y Wanless, S. 2004. Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology* **73**: 367-376.
- Korpimäki, E., Huhtala, K. y Sulkava, S. 1990. Does the year-to-year variation in the diet of Eagle and Ural Owls support the alternative prey hypothesis. *Oikos* **58**: 47 54
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B. y Siriwardena, G. M. 1999. The second silent spring? *Nature* **400**: 611-612.
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, Oxford.
- Lacy, R.C., Borbat, M. y Pollak, J.P. 2005. VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.60. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- Lancet Infectious Disease. 2006. Leading edge. *Lancet Infectious Disease* **6**:185.



- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* **130**: 624-635.
- Langan, G.P. y O'Rourke, D. 2000. Rabbit microbiology and virology. En *Avian and Exotic Pets*, A. M. Fudge (ed.), Laboratory Medicine. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Lawler, J.J. y Thomas, C.E.Jr. 2006. A variance-decomposition approach to investigating multiscale habitat associations. *Condor* **108**: 47-58.
- Lebreton, J.-D. y Clobert, J. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical Modelling. En: *Bird population studies*: 105-125 (C. M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hiron, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. y Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. **62**: 67-118.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lemoine, N. y Böhning-Gaese, K. 2003. Potential impact of global climate change on species richness of long-distance migrants. *Conservation Biology* **17**: 577-586.

- Levy, N. 1996. Present status, distribution and conservation of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) in the Mediterranean countries and the adjacent arid regions. En *Biology and conservation of Mediterranean raptors*: 13-33. Muntaner, J. y Mayol, J. (Eds). Monografias 4, SEO-Birdlife. Madrid.
- Liberatori, F. y Penteriani, V. 2001. A long-term analysis of the declining population of the Egyptian vulture in the Italian peninsula: distribution, habitat preference, productivity and conservation implications. *Biological Conservation* **101**: 381–389.
- Lillesand, T.M. y Kiefer, R.W. 1994. *Remote Sensing and Image Interpretation*. John Wiley and Sons, New York.
- Lima, S.L. y Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 619–640.
- Littell, R.C., Miliken, G.A., Stroup, W.W. y Wolfinger, R.S. 1996. SAS System for mixed models. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Livermore, D.M., Warner, M., Hall, L.M.C., Enne, V.I., Projan, S.J., Dunman, P.M., Wooster, S.L. y Harrison G. 2001. Antibiotic resistance in bacteria from magpies (*Pica pica*) and rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) from west Wales. *Environmental Microbiology* **3**:658-661.
- Loery, G., Pollock, K.H., Nichols, J.D., y Hines, J.E. 1987. Age-specificity of black-capped chickadee survival rates: analysis of capture-recapture data. *Ecology* **68**: 1038-1044.

- Lõhmus, A. 2005. Are timber harvesting and conservation of nest sites of forest-dwelling raptors always mutually exclusive?. *Animal Conservation* **8**: 443-450.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J. y Vallejo, R. 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* **6**: 630-643.
- Madroño, A., González, C. y Atienza, J.C. 2004. *Libro rojo de las aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad / SEO-BirdLife, Madrid, Spain.
- Mac Nally, R. 2000. Regression and model building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between -and reconciliation of- "predictive" and "explanatory" models. *Biodiversity and Conservation* **9**: 655-671.
- Mac Nally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1397-1401
- Magrath, R.D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology*. **60**: 335-351.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, NJ.
- Mañosa, S. y Real, J. 2001. Potential negative effects of collisions with transmission lines on a Bonelli's Eagle population. *Journal of Raptor Research* **35**: 247-252.

- Margalida, A. y Bertrán, J. 2005. Ecología trófica del quebrantahuesos en los Pirineos. En: *Biología de la Conservación del Quebrantahuesos Gypaetus barbatus en España*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:453–487.
- Martínez, J.A. y Zuberogoitia, I. 2001. The response of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *Journal für Ornithologie* **142**: 204-211.
- Martínez, J.A., Serrano, D. y Zuberogoitia, I. 2003. Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography* **26**: 21-28.
- Mateu, E. y Martin, M. 2001. Why is anti-microbial resistance a veterinary problem as well? *Journal of Veterinary Medicine Series B* **48**:569-581.
- McEwen, S.A., y Fedorka-Cray, P.J. 2002. Antimicrobial Use and Resistance in Animals. *Clinical Infectious Diseases* **34**(Suppl 3):S93–106.
- McCarthy, M.A., Andelman, S.A., y Possingham, H.P. 2003. Reliability of relative predictions in population viability analysis. *Conservation Biology* **17**: 982-989.
- McCullagh, P. y Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall.

- McCulloch, M.N., Tucker, G.M. y Baillie, S.R. 1992. The hunting of migratory birds in Europe - a ringing recovery analysis. *Ibis* **134**: 55-65.
- McCulloch, C.E. y Searle, S.R. 2000. *Generalized, Linear, and Mixed Models*. New York:John Wiley & Sons.
- Medina, F. 1999. Alimentación del alimoche, *Neophron percnopterus* (L.), en Fuerteventura, Islas Canarias (Aves, Accipitridae). *Viraea* **27**:77-86.
- Meretsky, V., Snyder, N.F.R., Beissinger, S.R., Clendenen, D.A. y Wiley, J.W. 2000. Demography of the California Condor: implications for reestablishment. *Conservation Biology* **14**: 957-967.
- Miller, P.S. y Lacy, R.C. 2005. VORTEX. A stochastic simulation of the simulation process. Version 9.50 user's manual. Conservation Breeding Specialist Group (IUCN/SSC). Apple Valley, Minnesota.
- Mølbak, K. 2004. Spread of resistant bacteria and resistance genes from animals to humans- the public health consequences. *Journal of Veterinary Medicine Series B* **51**:364-369.
- Morris, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* **68**:362-369.
- Moss, R., Oswald, J. y Baines, D. 2001. Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology* **70**:47-61.
- Murphy, F.A. 1998. Emerging Zoonoses. *Emerging Infectious Diseases* **4**: 429-435.

- Nascimento, A.M.A., Cursino, L., Goncalves-Dornelas, H., Reis, A., Chartone-Souza, E. y Marini, M.A. 2003. Antibiotic-resistant gram-negative bacteria in birds from the brazilian atlantic forest. *Condor* **105**:358-361.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E. y Delibes, M. 2003. Endangered species balancing between natural and human constrains: the case of brown bears (*Ursus arctos*) in northern Spain. *Conservation Biology* **17**:1276-1289.
- Negro, J.J., Grande, J.M., Tella, J.L., Garrido, J., Hornero, D., Donázar, J.A., Sánchez-Zapata, J.A., Benítez, J.R. y Barcells, M. 2002. An unusual source of essential carotenoids. *Nature* **416**: 807-808.
- Newell, D.G. 2002. The ecology of *Campylobacter jejuni* in avian and human hosts and in the environment. *International Journal of Infectious Diseases* **6**:S16-S21.
- Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*. T. & A.D. Poyser, Berkhamsted, UK.
- Newton, I. 1989. *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press, London.
- Newton, I. 1992. Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behavior. *Biological Reviews* **67**: 129-173.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic press, London.
- Newton, I. 2004. Population limitation in migrants. *Ibis* **146**: 197-226.
- Newton, I., Rothery, P. y Wyllie, I. 1997. Age-related survival in female Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis* **139**: 25-30.

- Nicoll, M.A.C., Jones, C.G. y Norris, K. 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. *Journal of Animal Ecology* **72**: 917-926.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* **2**: 132-178.
- Nielsen, J.T. y Drachmann, J. 2003. Age-dependent reproductive performance in Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* **145**: 1-8.
- Nielsen, O. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *Journal of Animal Ecology* **68**: 1034-1050.
- Novaro, A.J., Funes, M.C. y Walker, R.S. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* **42**: 910-920.
- Norris, K. 2004. Managing threatened species: the ecological toolbox, evolutionary theory and declining-population paradigm. *Journal of Applied Ecology* **41**: 413-426.
- Norris, D.R., Marra, P.P., Kyser, T.K., Sherry, T.W. y Ratcliffe, L.M. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* **271**: 59-64.
- Norris, D.R. y Taylor, C.M. 2006. Predicting the consequences of carry-over effects in migratory animals. *Biology Letters* **2**: 148-151.
- O'Brien, T.F. 2002. Emergence, spread and environmental effect of antimicrobial resistance: how use of an antimicrobial anywhere

- can increase resistance to any antimicrobial anywhere else. *Clinical Infectious Diseases* **34** (Suppl. 3), S78-S84.
- Okeke, I.N., Lamikanra, A. y Edelman, R. 1999. Socioeconomic and behavioral factors leading to acquired bacterial resistance to antibiotics in developing countries. *Emerging Infectious Diseases* **5**:18-27.
- Oro, D. y Furness, R.W. 2002 Influences of food availability and predation on survival of kittiwakes. *Ecology* **83**, 2516-2528.
- Oro, D. y Pradel, R. 2000. Determinants of local recruitment in a growing colony of Audouin's gull. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 119-132.
- Owens, I.P.F. y Bennett, P.M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **97**: 12144-12148.
- Packer, C., Ikanda, D., Kissui, B. y Kushnir, H. 2005. Lion attacks on humans in Tanzania. *Nature* **436**: 927-928.
- Pain, D. y Pienkowski, M.W. 1997. *Farming and Birds in Europe*. Academic Press, London.
- Pantosti, A.T., Del Grosso, M., Tagliabue, S., Macri, A. y Caprioli, A. 1999. Decrease of vancomycin-resistant enterococci in poultry meat after avoparcin ban. *Lancet* **354**:741-742.
- Peach, W.J., Crick, H.Q.P., Marchant, J.H., 1995. The demography of the decline in the British Willow Warbler population. *Journal of Applied Statistics* **22**: 905-922.



- Pearse, A.M. y Swift, K. 2006. Transmission of devil facial-tumour disease. *Nature* **439**: 549.
- Pedrini, P. y Sergio, F. 2001. Golden eagle *Aquila chrysaetos* density and productivity in relation to land abandonment and forest expansion in the Alps. *Bird Study* **48**: 194–199.
- Piper, S.E., Boshoff, A.F. y Scott, H.A. 1999. Modelling survival rates in the Cape Griffon *Gyps coprotheres*, with emphasis on the effects of supplementary feeding. *Bird Study* 46 (Supplement): S230-238.
- Perea, J.L., Morales, M. y Velasco, J. 1990. *El alimoche (Neophron percnopterus) en España. Población, distribución, problemática y conservación*. ICONA, Colección Técnica. Madrid.
- Potts, G.R. 1986. *The Partridge. Pesticides, Predation and Conservation*. Collins, Londres.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- R Development Core Team. 2004. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Real, J. y Mañosa, S., 1997. Demography and conservation of western European Bonellis eagle populations. *Biological Conservation* **79**:59–66.
- Real, J., Grande, J.M., Mañosa, S. y Sánchez-Zapata, J.A. 2001. Geographic variation of the causes of death of Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* in Spain. *Bird Study* 48: 221-228.

- Reche, M.P., Jiménez, P.A., Álvarez, F., García de los Ríos, J.E., Rojas, A.M. y De Pedro, P. 2003. Incidence of *Salmonellae* in captive and wild free-living raptorial birds in central Spain. *Journal of Veterinary Medicine Series B* **50**:42-44.
- Redpath, S. y Thirgood, S. 1999. Numerical and functional responses in generalist predators: hen harriers and peregrines on Scottish grouse moors. *Journal of Animal Ecology* **68**: 879-892.
- Reed, J.M. 1999. The role of behaviour in recent avian extinction and endangerment. *Conservation Biology* **13**: 232-241.
- Reed, J.M. y Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 253-256.
- Reed, J.M., Boulinier, T., Danchin, E. y Oring, L.W. 1999, Informed dispersal: Prospecting by birds for breeding site: *Current Ornithology* **15**: 189-260.
- Refsum, T., Vikoren, T. Handeland, K., Kapperud, G. y Holstad, G. 2003. Epidemiologic and pathologic aspects of *Salmonella typhimurium* infection in passerine birds in Norway. *Journal of Wildlife Diseases* **39**:64-72.
- Ricklefs R. E. 1973. Fecundity, Mortality, and Avian Demography. En: *Breeding biology of birds: proceedings of a symposium on breeding bird behavior and reproductive physiology in birds*. Farner D.S. (ed.). National Academy of Sciences, Washington D.C.

- Rodenhouse, N.L., Sherry, T.W. y Holmes, R.T. 1997. Sitedependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* **78**: 2025-2042.
- Rodrigues, L., Macedo, L., Robert, J., Fernandes, M.C., Santos Meira, A.T., de Lima, L.A., Fernandes, R.A., Peregrino, P.C. y Bernardes, M.E. 2003. Dominant culturable bacterial microbiota in the digestive tract of the american black vulture (*Coragyps atratus* Bechstein 1793) and search for antagonistic substances. *Brazilian Journal of Microbiology* **34**:218-224.
- Rodríguez, C., Bustamante, J., Martínez-Cruz. B. y Negro, J.J. 2005. Evaluation of methods for gender determination of lesser kestrel nestlings. *Journal Raptor Research* **39**:127-133.
- Rondeau, G. y Thiollay, J M. 2004. West African vulture decline. *Vulture News* **51**:13-33.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* **62**:327-335.
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Shell, J.A. y Deering, D.W. 1973, Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. Third Earth Resources Technology Satellite-1 Symposium, December 1973 (NASA SP-351: Washington) vol. 1, pp. 309-317.
- Royama, T. 1977. Population persistence and density dependence. *Ecological Monographs* **47**: 1-35.
- Rushton, S.P., Ormerod, S.J. y Kerby, G. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* **41**: 193-200.

- Ryan, P.G. y Boix-Hinzen., C. 1999. Consistent male-biased seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery. *Auk* **116**: 851-854.
- Saether, B.E. y Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the populations growth rate. *Ecology* **81**:642-653
- Sánchez-Zapata, J.A. y Calvo, J.F. 1999. Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. *Journal of Applied Ecology* 36: 254-262.
- Sanderson, F.J., Donald, P.F., Pain, D. J., Burfield, I.J. y van Bommel, F.P.J. 2006. Long-term declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation* en prensa.
- Sanz, J.J., Potti, J., Moreno, J., Merino, S. y Frias, O. (2003) Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* **9**: 461-472.
- Sarà, M. y Di Vittorio, M. 2003. Factors influencing the distribution, abundance and nest-site selection of an endangered Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) population in Sicily. *Animal Conservation* 6: 317-328.
- Sarrazin, F., Bagnolini, C., Pinna, J.L., Danchin, E. y Clobert, J. 1994. High survival estimates of Griffon vultures (*Gyps fulvus fulvus*) in a reintroduced population. *Auk* **111**: 853-862.
- Scharlemann, J.P.W., Green, R.E. y Balmford, A. 2004. Land-use trends in endemic bird areas: global expansion of agriculture in

- areas of high conservation value. *Global Change Biology*, **10**, 2046–2051.
- Schaub, M., Kania, W. y Köppen, U. 2005. Variation of primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology* **74**: 656–666.
- Schneitz, C. 2005. Competitive exclusion in poultry—30 years of research. *Food Control* **16**:657–667.
- Schtickzelle, N., Mennechez, G. y Baguette, M. 2006. Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology* **87**:1057–1065.
- Seal, U., Westley, F., Byers, O. y Ness, G., 1998. Bringing people into population and habitat viability analyses. *Endangered Species Updates* 15: 111–113.
- Seamans, M.E., Gutiérrez, R.J., May, C.A. y Peery, M.Z. 1999. Demography of two Mexican spotted owl populations. *Conservation Biology* **13**: 744–754.
- Senar, J. C. y Camerino, M. 1998. Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proceedings of the Royal Society London, Series B* **265**: 1515–1520.
- Seoane, J., Viñuela, J., Díaz-Delgado, R. y Bustamante, J. 2003. The effects of land use and climate on red kite distribution in the Iberian peninsula. *Biological Conservation* **111**: 401–414.

- Sergio, F. y Bogliani, G. 2000. Hobby nest-site selection and productivity in relation to intensive agriculture and forestry. *Journal of Wildlife Management* **64**: 637-646.
- Sergio, F. y Newton, I. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology* **72**: 857-865.
- Sergio, F., Marchesi, L. y Pedrini, P. 2003. Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *Journal of Animal Ecology* **72**: 232-245.
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., Ferrer, M. y Penteriani, V. 2004. Electrocution alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *Journal of Applied Ecology* **41**: 836-845.
- Serrano, D. 2000. Relationship between raptors and rabbits in the diet of eagle owls in southwestern Europe: competition removal or food stress? *Journal of Raptor Research* **34**: 305-310.
- Serrano, D. y Tella, J.L. 2003. Dispersal within a spatially-structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* **72**: 400-410.
- Serrano, D., Tella, J.L., Donázar, J.A. y M. Pomarol. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial Lesser Kestrel. *Ecology* **84**: 3044-3054.
- Shultz, S., Sagar Baral, H., Charman, S., Cunningham, A.A., Das, D., Ghalsasi, G.R., Goudar, M.S., Green, R.E., Jones, A., Nighot, P., Pain, D.J. y Prakash, V. 2004. Diclofenac poisoning is widespread in declining vulture populations across the Indian

- subcontinent. *Proceedings of the Royal Society Series B* (Supplement), DOI 10, 1098/rsbl. 2004. 0223.
- Simmons, R. E. 1997. Why don't all siblicidal eagles lay insurance eggs? The egg quality hypothesis. *Behavioural Ecology* **8**:544-550.
- Smith, J.E. y Batzli, G.O. 2006. Dispersal and mortality of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in fragmented landscapes: a field experiment. *Oikos* **112**: 209-217.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* **18**: 1-35.
- Sorensen, T.L., Wegener, H.C. y Frimodt-Moller, N. 2002. Resistant bacteria in retail meats and antimicrobial use in animals. *New England Journal of Medicine* **346**:777-779.
- Soulé, M.E. What Is Conservation Biology? *BioScience* **35**: 727-734.
- Spear, L. y Nur, N. 1994. Brood Size, Hatching Order and Hatching Date: Effects on Four Life-History Stages from Hatching to Recruitment in Western Gulls. *The Journal of Animal Ecology*. **63**: 283-298.
- Stahl, P., Vandell, J.M., Herrenschmidt, V. y Migot, P. 2001. Predation on livestock by an expanding reintroduced lynx population: long-term trend and spatial variability. *Journal of Applied Ecology* **38**: 674-687.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Strang, J.K. 1996. Tracing patients in rural Africa. *Lancet* **348**:1083-1084.

- Strong, D.R. 1986. Density-vague population change. *Trends in Ecology and Evolution* **1**:39-42.
- Suárez, F., Naveso, M.A. y de Juana, E. (1997a) Farming in the drylands of Spain: birds of pseudosteppes. En D. Pain and M. Pienkowski (eds) *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and it's implications for bird conservation*, pp. 297-330. Academic Press, London.
- Sutherland, W. 1996. *From individual behaviour to population ecology* (Oxford series in ecology and evolution). Oxford University Press, Oxford.
- Swartz, M.N. 2002. Human Diseases Caused by Foodborne Pathogens of Animal Origin. *Clinical Infectious Diseases* **34**(Suppl 3):S111-22.
- Szép, T. 1995. Relationship between west African rainfall and the survival of central European sand martins *Riparia riparia*. *Ibis* **137**: 162-168.
- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A.R. y Cézilly, F. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in greater flamingos. *Ecology* **82**: 165-174.
- Tella, J.L. 1991. Estudio preliminar de la alimentación del alimoche (*Neophron percnopterus*) en el valle medio del Ebro. I Congreso Internacional sobre Aves Carroñeras. ICONA. Pág.: 53-68.
- Tella, J.L. 1993. *Inventario de los muladares y la valoración de su importancia para el alimoche (Neophron percnopterus) en el valle*



- medio del Ebro*. Servicio Provincial de Agricultura, Ganadería y Montes. Dirección General de Aragón, Zaragoza.
- Tella, J.L. 1993. *Inventario de los muladares y la valoración de su importancia para el alimoche (Neophron percnopterus) en el valle medio del Ebro*. Servicio Provincial de Agricultura, Ganadería y Montes. Dirección General de Aragón, Zaragoza.
- Tella, J.L. 2001. Action is needed now, or BSE crisis could wipe out endangered birds of prey. *Nature* **410**:408.
- Tella, J.L. y Mañosa, S. 1993. Eagle owl predation on Egyptian vulture and northern goshawk: posible effect of a decrease in European rabbit availability. *Journal of Raptor Research* **27**:111-112.
- Tella, J.L., Forero, M.G., Hiraldo, F. y Donázar, J.A. 1998. Conflicts between lesser kestrel conservation and European Agricultural Policies as identified by habitat use analyses. *Conservation Biology* 12: 593-604.
- Tella, J.L., Grande, J.M., Serrano, D. y Donázar, J.A. 2000a. *Monitorización de la población de alimoche (Neophron percnopterus) en el valle medio del Ebro*. Informe inédito. Convenio Diputación General de Aragón – EBD.
- Tella, J.L., Bortolotti, G.R., Dawson, R. y Forero, M. G. 2000b. T-cell mediated Immune response and recruitment of fledgling american kestrels are positively correlated with parental clutch size. *Proceedings Royal Society London B* **267**:891-896.
- Thiollay, J.M. 2006. The decline of raptors in West Africa: long-term assessment and the role of protected areas. *Ibis* **148**: 240-254.

- Thirgood, S., Redpath, S., Newton, I. y Hudson, P. 2000. Raptors and red grouse: conservation conflicts and management solutions. *Conservation Biology* **14**:95-104.
- Thorne, E.T. y Williams, E.S. 1988. Disease and endangered species: the black-footed ferret as a recent example. *Conservation Biology* **2**: 66-74.
- Titeux, N., Dufrêne, M., Jacob, J.P., Paquay, M. y Defourny, P. 2004. Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial canonical correspondence analysis: environmental and spatial effects. *Journal of Biogeography* **31**: 1841–1856.
- Todd, M.C., Washington, R., Cheke, R.A. y Kniveton, D. 2002. Brown locust outbreaks and climate variability in southern Africa. *Journal of Applied Ecology* **39**: 31-42.
- Travers, K. y Barza, M. 2002. Morbidity of Infections Caused by Antimicrobial-Resistant Bacteria. *Clinical Infectious Diseases* **34**(Suppl. 3):S131–4.
- Tsubokura, M.A., Matsumoto, K., Otsuki, S.B., Animas, B. y Sanekata, T. 1995. Drug resistance and conjugative R. Plasmids in *Escherichia coli* strains isolated from migratory waterfowl. *Journal of Wildlife Diseases* **31**:352-357.
- Tucker, G.M. y Evans, M.I. 1997. *Habitats for birds in Europe: a conservation strategy for the wider environment*. Birdlife international, Cambridge, U.K.

- Turchin, P. 1995. Population regulation: Old arguments and a new synthesis. En: Capuccino, N. and Price, P. W. (eds), *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press.
- Ursúa, 2006. Evaluación de métodos de seguimiento y de manejo de poblaciones de cernícalo primilla aplicados a su conservación. Tesis de doctorado, Universidad de Barcelona.
- Valkama, J., Korpimäki, E., Arroyo, B., Beja, P., Bretagnolle, V., Bro, E., Kenward, R., Mañosa, S., Redpath, S.M., Thirgood, S. y Viñuela, J. 2005. Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: A review. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **80**: 171-203.
- van der Jeugd, H.P. y Larsson K. 1998. Pre-breeding survival in barnacle geese *Branta leucopsis* in relation to fledgling characteristics. *Journal of Animal Ecology* **67**: 953-966.
- Vanacker, V., Linderman, M., Lupo, F., Flasse, S. y Lambin, E. 2005. Impact of short- rainfall fluctuation on interannual land cover change in sub-Saharan Africa. *Global Ecology and Biogeography* **14**:123-135.
- Vandvik, V. y Birks, H.J.B. 2002. Partitioning floristic variation in Norwegian upland grasslands into within-site and between-site components: are the patterns determined by environment or by land-use? *Plant Ecology* **162**: 233-245.
- Villafuerte, R., Calvete, C., Blanco, J.C. y Lucientes, J. 1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild rabbit populations in Spain. *Mammalia* **59**: 651-659.

- Villafuerte, R., Luco, D.F., Gortazar, C. y Blanco, J.C. 1996. Effect on red fox litter size and diet after rabbit haemorrhagic disease in north-eastern Spain. *Journal of Zoology* **240**: 764–767.
- Villafuerte, R., Viñuela, J. y Blanco, J.C. 1998. Extensive predator persecution caused by population crash in a game species: the case of red kites and rabbits in Spain. *Biological Conservation* **84**: 181-188.
- Viñuela J., Martí, R. y Ruíz, A. (eds.). 1999. *El Milano Real en España*. Monografía nº 6. Sociedad Española de Ornitología / BirdLife, Madrid.
- Waldenström, J., Broman, T., Carlsson, I., Hasselquist, D., Achterberg, R., Wagenaar, J. y Olsen, B. 2002. Prevalence of *Campylobacter jejuni*, *Campylobacter lari*, and *Campylobacter coli* in different ecological guilds and taxa 1 of migrating birds. *Applied and Environmental Microbiology* **68**: 5911-5917.
- Ward, M.P. y Schlossberg, S.S. 2004. Conespecific attraction and the conservation of territorial songbirds. *Conservation Biology* **18**: 519-525.
- Watson, A. 1985. Social-class, socially-induced loss, recruitment and breeding of red grouse. *Oecologia* **67**: 493-498.
- Weimerskirch, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the Wandering Albatross. *Oikos* **64**: 464-473.
- Weimerskirch, H. y Jouventin, P. 1987. Population dynamics of the Wandering Albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Islands:

- cause and consequences of the population decline. *Oikos* **49**:315-322.
- White, T.C.R. 2004. Limitation of populations by weatherdriven changes in food: a challenge to density-dependent regulation. *Oikos* **105**: 664-666.
- White, G.C. y Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**: Supplement:120-138.
- Whitfield, D.P., MacLeod, D.R.A., Watson, J., Fielding, A.H. y Haworth, P.F. 2003. The association of grouse moor in Scotland with the illegal use of poisons to control predators. *Biological Conservation* **114**: 157-163.
- Whitfield, D.P., Fielding, A.H., Mcleod, D.R.A., y Haworth, P.F. 2004a. The effects of persecution on age of breeding and territory occupation in golden eagles in Scotland. *Biological Conservation* **118**: 249-259.
- Whitfield, D.P., Fielding, A.H., McLeod, D.R.A. y Haworth, P.F. 2004b. Modelling the effects of persecution on the population dynamics of golden eagles in Scotland. *Biological Conservation* **119**:319-333.
- Winsor, D.K., Bloebaum, A.P. y Mathewson, J.J. 1981. Gram-negative, aerobic, enteric pathogens among intestinal microflora of wild turkey vultures in west central Texas. *Applied and Environmental Microbiology* **42**:1123-1124.

- Woiwod, I.P. y Hanski, I. 1992. Patterns of density dependence in moths and aphids. *Journal of Animal Ecology* **61**: 619-629.
- Woolhouse, M.E.J. 2002. Population biology of emerging and re-emerging pathogens. *Trends in Microbiology* **10**: S3-S7.
- Wooller, R.D., Bradley, J.S., Skira, I.J. y Serventy, D.L. 1990. Reproductive success of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. *Journal of Animal Ecology* **59**:161-170.
- World Health Organization (WHO). (1999) Containing antimicrobial resistance: review of the literature and report of a WHO workshop on the development of a global strategy for the containment of antimicrobial resistance, 4-5 February, Geneva. WHO, Geneva, 54 pp.
- Yoder, J. M., Marschall, E.A., y Swanson, D.A. 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in Ruffed Grouse. *Behavioral Ecology* **15**:469-476.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, London.

## **AGRADECIMIENTOS**

Bueno, la verdad es que ya tenía ganas de llegar a esto... porque se supone que significa que el ladrillo ya está terminado. Antes que nada les quiero dedicar este trabajo a mis viejos. Mi vieja, sin duda estaría orgullosísima de su nene, tal vez ahora si que me vaya a Argentina ¿no?... Sin duda, las cosas buenas que tengo se las debo a ella, las malas son cosecha propia. De ella aprendí que estamos acá cuatro días de mierda y que hay que disfrutarlos, y bueno, hago lo que puedo vieja, sin duda, tenías razón. De mi viejo no pude aprender nada directamente, no nos dejaron, pero supongo que si la gente que lo conoció me trata como me trata, tuvo que ser una gran persona (Ni olvido ni perdón).

Viniéndome a tiempos mas recientes, otra de las victimas de esta tesis y de mis pájaros fue sin duda mi hermana que tuvo que crecer alejada de su hermano. Supongo que te tengo que pedir perdón, a veces no sé si esto de los pájaros da para tantas satisfacciones, espero que sí. Por supuesto en esta parte no puede faltar Juanito, supongo que su pasión al ver los reportajes de Félix Rodríguez de la Fuente, sus historias sobre el monte tucumano y nuestras escapadas a Gredos algo tendrán que ver con que un urbanita sin ninguna raíz campestre como yo, haya decidido que lo mío son los bichos.

De mis tiempos catalanes tengo sin duda que darle las gracias a la flia. Grinberg-Lazzarini que me acogió como uno más incluso cuando no me lo merecía. También a esas otras familias adoptivas que me

dieron todo el cariño que a uno le puede faltar cuando está lejos de su familia "carnal". En estos tiempos me inicié de alguna manera en esto de la ciencia. Joan Real y sobre todo, Santi Mañosa me abrieron una puerta a este mundo y se lo tengo que agradecer.

Una vez llegado a las Sevilla, Fernando Hiraldo me permitió soñar por primera vez con esto de hacer una tesis, y nada menos que en Argentina. No veas si ha "llovió" desde entonces. En cualquier caso esto me permitió conocer a mucha gente de primera que, sin duda, han contribuido a mi formación, en algunos casos como científico y en otras como ser humano. De los primeros proyectos naufragados me recogió Juanjo Negro, al que sin duda tengo que agradecerle que me acogiera en su despacho en tiempos en que los huecos en la estación estaban muy reñidos. ¡¡¡Caramba!!!, ¡¡¡Que coincidencia!!! (Les Luthiers 1980). Aunque me dijeron que no a todas las becas que pedí, por lo menos, de este periodo saqué gran parte de la producción científica que tengo, ¡algo es algo!. De las opciones que se fueron dibujando y desdibujando acabó saliendo una posibilidad de trabajo en Monegros con el alimoche. Y para allá me fui. A los dos años de contrato "temporal" le siguió la tan ansiada beca (asociada a proyecto, eso sí) y la posibilidad de hacer esta tesis.

Las primeras personas que quiero mencionar aquí, son mis directores, Josean Donázar ("Hussein" para los amigos), Martina Carrete y aunque con abandono del cargo, Pepe Tella. A Josean le tengo que agradecer el haberme dado la oportunidad de hacer esta tesis, ya que cuando surgió ya empezaba a estar quemado de esperar



oportunidades. Josean siempre ha estado para lo que hiciera falta, en el campo en Bardenas y en Sevilla en el despacho. Martina entró como viento fresco para dinamizar lo que ha acabado siendo esta tesis. Su energía, tirando de dos animalitos (tres, me olvidaba de Pepe) y además tirar del petardo de su becario es admirable, y siempre con una sonrisa, de agradecer. Los dos (tres) me han tratado siempre como a un amigo, y creo que lo soy. Espero haber estado a la altura. En lo laboral, esta tesis no sería lo que es, ni de lejos, si no hubiera sido por sus continuas peleas para llevar mis estrechas miras a un marco ecológico más amplio. Creo que a base de martillazos algo se ha conseguido.

Mas allá del cincelado del resultado final, sin duda esta tesis no habría sido posible sin el empeño puesto durante mucho tiempo por un grupo reducido de personas que llevan incordiando a los alimoches más de 30 años. Por una parte, el equipo bardenero, compuesto durante mucho tiempo por Josean y Olga principalmente y distinta gente que ha pululado alrededor. Entre ellos, seguro que Paz, Carmelo, Alejandro y Miren, y por supuesto, el Campión, ¡han pringado de lo lindo! Más recientemente, a la que le ha tocado bregar más intensamente por esos lares ha sido a Ainara. Con Olga me inicié en varios aspectos alimocheros, con ella leí mis primeras anillas, bajé a mis primeros nidos y anillé a mis primeros pollos, todo un privilegio, Olguita mis más sinceras ¡gracias!. Gracias también a los demás, por la información recogida, y por supuesto por los corderos, las terneras, los pacharanes y demás que habéis tenido la desgracia de compartir conmigo. El otro equipo es el monegrino. En él destaca sin duda Pepe, quien para alegría

de sus padres ya de jovenzuelo se dedicaba a llenarles la casa de restos recogidos en los nidos de las boletas. A él le debo gran parte de la información referente a esta zona. De hecho él es la primera persona que quiso hacer esta tesis, la DGA y sus prioridades no se lo permitieron. El Pepelui es sin duda una persona fuera de serie, sin comparación posible con los bichos en la mano, con una idea brillante detrás de otra (y no me refiero a la parrilla argentina, que también), y siempre dispuesto a discutir lo que haga falta (si lo pillas, claro). Otro gran pilar informativo ha sido sin duda el David (Serrano), que durante años, entre búho y búho sacó tiempo para seguir un montón de nidos de boletas. Tal vez él sea la segunda persona que pudo haber hecho esta tesis, al menos sé que le hubiera gustado. A él le debo el haber ido a Monegros, la primera vez a zascandilear por los tejados y la segunda cuando me contrataron el primer año. Por si esto fuera poco, es un pedazo de persona, que me ha animado constantemente y ha estado ahí cada vez que ha sido necesario, tanto para las dudas científicas como vitales en más de una ocasión, por todo ello, ¡gracias!. El tercer pilar en cuanto a la información lo puso el fallecido David Gómez, sin duda pocas personas han sentido tan adentro a las boletas. Sus datos, junto a los de Jaime Seuma ayudaron a arrojar luz sobre la historia del alimoche en la Hoya de Huesca. Desde la DGA, Paco Hernández, Manolo Alcántara, Jesús Insausti y Joaquín Guerrero nos han facilitado la vida en la medida de sus posibilidades. También agradecerles a José Manuel Sánchez y Xavi de la Alfranca por el excelente trabajo que están realizando, con muchas más ganas que medios y que nos han

brindado información valiosísima a la hora de analizar las causas de mortalidad de la especie.

Además de los arriba mencionados, sé que le debo parte de los datos a: José Luis Lagares, Ricardo Serrano, Alfredo Legaz, Pedro Martínez, José Antonio Bardají, Dan Balaguer, Jorge Abanto, Jesús González, Begoña Bernad, Fran Osés, A. Torrijo, Julio Sánchez, Enrique Alcaine, Alberto Bueno, David Gómez Samitier, J.A. Pinzolas, José Luis Ruiz, Rafa López, Alvaro Gajón, Guillermo López, Álvaro (Toledo), Lara, Enrique Pelayo, Fco. Javier Sampietro, María Ibáñez, Dioni Villagrasa, Alfredo Pérez, Javier Blasco, Diego García-Ferré, Jorge Serrano, Ignacio Torre, Cristian Gortázar, Coral, José Luis Rivas, José Manuel Sánchez, Javier Pradas, Manel Pomarol, Elena Muñoz, Daniel Oro, Jaume Solé, Santi Mañosa, Juanjo Sanz, Mario Garín, Javier Santaefemia, Antonio Herranz, Juan Carlos Cirera, Guillermo Costa, Vicente Castillo, Carlos Calvete, Juan José Osácar, Javier Lucientes, Luis Belanco, Juan Antonio Novales, Maarten Platteeuw, Jesús Alegre, J.Urbón, Perico, Alejo, Pablo Oliva, Kiko, José María Canudo, Juan Carlos Alberó, Carlos Usieto, Juanjo Bafaluy, David Moreno, Josele "Boletas", José Manuel Aguilera Sanz (FAB), R. Bonal, L. Mateus y más...algunos vendrán más abajo, de otros tal vez me olvide, en cualquier caso gracias a todos!

Aparte de los pilares informativos, muchísima gente contribuyó en los años monegrinos a hacerme la vida más fácil, tanto en lo laboral como en lo personal. La "casa de los ecologistas" fue mi casa durante seis años, por ella pasó un montón de gente, algunos a ayudarme, otros a currar en lo suyo, o a ayudar a otros. La primera persona que tengo

que mencionar aquí es sin duda Espe, una grandísima persona que además no deja de crecer. Su compañía, especialmente en los primeros años cuando el universo se limitaba a la casa, el campo y la furgoneta sin duda me ayudó a conservar la cordura. En los últimos meses de tesis me ha mantenido despierto gracias al continuo suministro de mate y galletas y para más INRI ¡me ha ayudado a maquetar la tesis!, ¡impagable! ¡muchas gracias!. Volviendo a los primeros tiempos cuando las compañías eran pocas, las visitas de Alvaro Gajón fueron siempre un revulsivo de alegría en la casa, pocas personas hay con las que uno se pueda reír más sin tener realmente nada de que reírse. Eva Banda, tiempo después volvió a alterar la paz de la casa con su energía desbordante, todavía no he conocido a nadie que sea capaz de hablar tanto como ella. De la gente que vino a ayudarme en el campo ya he mencionado a varios, de los que quedan, hay que mencionar sin duda a Francis, al que le debo gran parte de la "formación" que tengo sobre escalada y descenso a los nidos. El otro gran personaje es Manuel de la Riva, un baluarte del buen comer (desengrasante para las arterias sobre todo) y de las peonaaaaas bien hechas. Algún alimoche se acuerda de él seguro. Les estoy también muy agradecido a los padres de Pepe por estar siempre ahí para lo que hiciera falta, pollos, mayo, parrillas, material fundamental en Monegros.

De la gente "ajena" a la mansión de Cinco Olivas, algunas de las personas que conocí en Monegros han pasado a ser parte de mi familia de amigos. Entre los APNs (como les gusta que les digan) Alfredo Legaz y Pedro Martínez, con ese humor tan particular que los caracteriza,

siempre estuvieron dispuestos a ayudarnos, quedándose con nosotros donde hiciera falta, compartiendo el bocadillo, haciendo que el reten de incendios se quedara un rato más no fuera a ser que bajáramos a la Herradura solos, o lo que hiciera falta.

Alberto Bueno y su mujer, Rosa, la verdad es que se me hace difícil pensar en gente más desprendida que ellos, nos acogieron a mí y a todos los que vinieran conmigo siempre que hizo falta. En su casa de Ontiñena, en su casa de Huesca, auténtica base alimochera durante temporadas enteras. Donde comen dos comen cuatro, en fin, no tengo palabras para agradecerles el trato que me han dado. Otro gran agente y mejor persona, Enrique Alcaine y su mujer Irma. Igualmente generosos en todo, en pocos sitios me he sentido tan en mi casa como en la suya. Confío en que los cuatro sepáis que mi casa es vuestra casa.

Además de los forestales, varios personajes han contribuido a hacer más placenteras las visitas a la Hoya de Huesca. Cani y Juan Carlos Alberó se han pasado horas y horas acompañándonos en el marcaje de los pollos, el trampeo de los adultos o simplemente los controles a los dormideros por supuesto bien regado después con unas cervecitas. ¡Gente de primera!. José Manuel Aguilera del FAB, auténtico paladín de los muladares también contribuyó a hacernos más fácil y agradable la existencia cuando los alimoches nos llevaron hasta Binaced.

Ya hablando de Sevilla también me toca remontarme al precámbrico, Carlos Alonso y Javier Seoane fueron mis compañeros de piso por excelencia. El primero, científico crítico con su trabajo como

pocos y de la misma manera juerguista poco crítico como muchos. Con Carlos he hecho las cosas más surrealistas que se le puedan pasar a uno por la cabeza...no las voy a contar. El Javi, una máquina de trabajar con ganas de fiesta reprimida, todavía me pregunto que se podría haber hecho de él si lo hubieramos arrastarado alguna que otra noche más... Gracias por la compañía, las cervezas, los cortadillos y demás dulzuras de la convivencia.

De la gente de la Estación que puedo decir, desde las consultas estadísticas a las cervezas muchas son las personas que me han ayudado, en lo uno, en lo otro o en ambos. De los más históricos a los más nuevos Julio Blas, Gema y Sonia, mis primeros compañeros de pajareo en Doñana, inolvidables, Eva y Jaito, Fermín, David Campión, David Serrano, Roger "El Teniente", Carlos Rodríguez, Ana Piriz "la pera" (que no está loca digan lo que digan), Marcelo, Cristina "Chiqui", Guillermo Blanco, Bego, Nestor, Oscar, Manuela, José, Vincenzo "Il Lupo di Roma", Fabrizio, María del Mar, Diana, gracias, esos pinares... Judit y Matati, esa feria...Paco, ¡Esa feria!, Alfredo...esas cervezas y esos conciertos...que me das. Quini, Juanele y el Alcaide, esas risas (discretas siempre) en el furbo o en los pasillos. Maritxu, aunque intentes quitarme a la novia. A Marian, mi compañera actual de despacho por saber estar como si no estuviera y llevarme a imaginar meloncillos y ginetas que pierden el collar, un poco de aire fresco, mejor imposible para un momento crítico de una tesis. A Carola le quiero dar especialmente las gracias por esa lucha precaria en la que el resto siempre nos hemos quedado atrás. Al Guille, la Bea y el Mathiu por el

buen rollito gastronómico, que no se pierda, el otro tampoco. El Alex, ese rincón del alcohol al que siempre se vuelve... El Pacios, un fichaje de última hora para cualquier cerveza, gracias también por dar la cara por nosotros frente a los viejos calvos, gracias que se extienden a todos los exrepresentantes. El Rikki además de ponerle una nota castiza a la Estación y de ser un baluarte para el fútbol de verdad (el del atlético), me consiguió todos los datos del NDVI de África, de la Península, de tó, una fiera, ¡muchas gracias! El personal del Laboratorio de teledetección de la Universidad de Valladolid (LATUV) nos cedió gentilmente las imágenes con los índices de vegetación de la Península Ibérica. Jimmy Anadón y especialmente Toni contribuyeron y ayudaron de forma importante al primer capítulo de esta tesis, el Jimmy es una fiera en lo de partir varianza. Giacomo Tavecchia me inició en el mundo de la captura-recaptura, sin su ayuda el capítulo de supervivencia no sería lo que es. A pesar de los análisis modificados una y mil veces nunca perdió la paciencia ni el buen carácter. Eso sí, ¡¡todavía está esperando que termine el manuscrito!!, ya queda menos. Dani Oro y David Serrano también colaboraron con sus valiosos comentarios en el mismo capítulo. Guillermo Blanco, Jesús Lemus y Javier Grande contribuyeron decisivamente a la elaboración del capítulo 4. Cristina García y Miguel Angel Fortuna han intentado ayudarme con los análisis espaciales, ¡gracias! El teniente, sin duda una estrella en el cielo de la ciencia, ha estado siempre para resolver todo tipo de dudas, desde las más tontas del Word hasta el diseño de las figuras, o reflexiones más profundas, las mejores gráficas de esta tesis son obra de su inspiración,

¡eres un mostro!. Carlos Calvete amablemente me ha cedido sus datos de conejo y se ha prestado a discutir sobre la EHC la infinidad de veces que lo he llamado, gracias. Gracias también a Elena por compartir conmigo sus conocimientos sobre los conejos. Los colegas del Basket y del fútbol han contribuido a que el tamaño de mi barriga no excediera los límites permitidos. Ramón primero, y Xim y Rafa después han contribuido decisivamente a mi manutención al contratar a Isa, en el tramo final de mi tesis, en el que no he disfrutado de ninguna financiación, ¡¡gracias!!. ¡Esto me va a permitir escribir artículos! Gracias además por el buen rollo, las cervecitas, las Feijoadas (mención especial para Irene) y demás. Jordi, ha hecho lo imposible por que no llegara a este momento a base de tentaciones a las que afortunadamente he ido cediendo. Gracias por las cervezas, la estadística y la ciencia en general, ¿será verdad que existe?. La pelua, una peaso de persona, compañera infatigable de batallitas y lloriqueos que me falta esto, pues a mí me falta esto otro, como lo llevas, mal, y tú...la próxima vez que termine una tesis, ella o yo, intentaré estar lejos, mi hígado tiene un límite. Y donde está el yin tiene que estar el yan, al Dani ese peaso de hombre con mayúsculas. Por supuesto gracias a Conchita, M<sup>a</sup> Carmen, Carmen y demás personal de la Estación por toda la ayuda recibida, hacer una tesis en este centro es más fácil en parte gracias a vosotros. Especiales gracias también a todos los que habéis ido terminando las tesis justo antes que yo, Héctor, Judit, Laura y Espe, vuestros alientos y ofrecimientos de ayuda de última hora han sido providenciales.



Fuera de la Estación, una mención aparte merecen las oficinas para los refugiados de la ONU en Sevilla, los tapper de puchero de mi suegra, el suministro de carne del PNAS y Paloma, las cenas recurrentes y generosas en la casa de Luis y Espe. Por supuesto al otro cuñado, al que tenemos metido en casa (su casa) que se ha pegado una somanta de cocinar y limpiar desde que entré en fase crítica de la tesis, que de alguna manera habrá que pagar...por no hablar de la "PEASO PORTADA". Y al resto de la familia, Pepe, Jose y Cécile, Ignacio e Isa y a todos los enanos del clan que no son pocos. Esta tesis hubiera sido mucho más dura sin vosotros, muchas gracias. Mis tíos, los piojos, los Grande-Jaurena, me han ayudado a desarrollar el gusto por la buena comida, el asado, y por supuesto el cariño de verdad, muchas gracias por estar siempre.

Por último, ya sólo me quedas tú, andiamo, que te puedo decir. Primero perdón, por tener que aguantar mis malos rollos, mis cabreos, mis tensiones, mis equivocaciones con el curro, por no estar en casa, mis estupideces varias y por tantas cosas más...Y ¡gracias! porque sin tí esta tesis no hubiera sido igual. Que puedo decir, en el campo te has tirado seis años yendo a currar en Semana Santa, Verano y cada vez que tenías un rato, de los cuáles sólo has cobrado tres, y uno de ellos sólo parte. Te has asomado a los cortados jugándote la vida, has marcado fácilmente más de un centenar de pollos, has hecho mucho más radiotracking del que te hubiera gustado y, en definitiva, has trabajado como haces siempre, asumiendo mucha más responsabilidad de la que te toca, sin cobrar y sin protestar. Además has revisado la

biblio de varios capítulos, maquetado la versión depositada, y no sé que más, que te puedo decir, te tendría que poner de segunda autora, ¡GRACIAS!

Fuera de lo laboral, y sin duda, mucho más importante, gracias por ponerle sal a la fiesta que es mi vida desde que vivo contigo (y pimienta...). Tu sola presencia es un torbellino de alegría que sin duda ha evitado que la cuesta arriba de los últimos meses se convirtiera en una pared. Gracias por ser, y gracias por estar.